УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко

О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЛАМИНАРИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*LAMINARIALES*, *PHAEOPHYTA*)[1]

L. P. PERESTENKO. ON THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE *LAMINARIALES* (*PHAEOPHYTA*)

На основании изучения тихоокеанской бореальной флоры сделан вывод о том, что с началом прогрессирующего похолодания, завершившегося резкими колебаниями состояния ледового покрова, активизировались такой механизм формообразования, как неотения, и как следствие этого такая форма эволюции, как педоморфоз, проявившийся в упрощении морфологии молодых родов. В группе *Laminariales* в результате педоморфоза сформировались доминирующий на бореальном шельфе род *Laminaria* и распространеный в южном полушарии род *Lessonia.* Самыми древиими в группе *Laminariales* являются представители с наиболее сложиой морфологией, относимые к сем. *Lessoniaceae*, которые иаселяют иаиболее стабильные в ледниковую эпоху пограничные воды бореальной и тропической зон.

Ламинариевые водоросли широко распространены в северном полушарии и доминируют в сублиторальных экосистемах, во многом определяя условия существования умеренноводной биоты морского шельфа; среди бентосных водорослей они являются главным объектом промысла. Значение этой группы организмов в природе и в хозяйственной деятельности человека определило большой научный интерес общества к ней, который со временем оформился в наиболее развитый и методически оснащенный раздел морской альгологии.

Система бурых водорослей создавалась в течение XIX—начала XX в. Ламинариевые в ней сначала занимали положение семейства (Kjellmann, 1893), затем порядка (Kylin, 1917; Oltmanns, 1922), в котором было всего 2 семейства, объединявших представителей со шнуровидным слоевищем (*Chordaceae*) и пластинчатым слоевищем (*Laminariaceae*) (Oltmanns, 1922). Позднее из сем. *Laminariaceae* были выделены семейства *Alariaceae*, *Lessoniaceae* и *Phyllariaceae* (Setchell, Gardner, 1925; Tilden, 1935). Из порядка *Chordariales* в статусе сем. *Pseudochordaceae* в порядок ламинариевых переведены род и вид *Pseudochorda nagaii* (Kawai, Kurogi, 1985). Сем. *Laminariaceae* включило в себя формы с простым слоевищем: с цельной, с продольным ребром, ребрами или без них, двураздельной или рассеченной пластиной, без криптостом и волосков или с ними, с неразветвленным стволиком. Сем. *Alariaceae* объединило формы с простым или неправильно разветвленным слоевищем с терминальной пластиной и боковыми лопастями, с центральным ребром или без него, с криптостомами и пучками волосков или без них. В сем. *Lessoniaceae* вошли формы с разветвленным стволиком, несколькими или многочисленными пластинами без криптостом и волосков. Все 3 семейства характеризуются наличием ситовидных трубок в сердцевине, полового гормона ламоксирена и отсутствием стигм в мейоспорах (Henry, Cole, 1982; Schmitz, 1984; Müller et al., 1985; Maier, Müller, 1986). В сем. *Phyllariaceae* проводящая система состоит из соленоцист, мейоспоры со стигмой, половой гормон — эктокарпен, волоски на слоевище развиваются (Maier, Müller, 1986; Henry, South, 1987). В сем. *Chordaceae* гормон — мультифиден, мейоспоры со стигмой (Müller et al., 1985).

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

К 70-м годам текущего столетия на основании анализа морфологических признаков, особенностей циклов развития и размножения было сформировано определенное представление о системе и эволюции бурых водорослей, включая ламинариевые. С 1980-х годов начался новый этап в изучении бентосных водорослей в связи с бурным развитием молекулярной биологии и разработкой лабораторных методов быстрого и надежного определения нуклеотидной последовательности ДНК, с успехом примененных в систематике и филогенетике водорослей в середине 1980-х годов.

Сравнение у представителей разных групп водорослей и цветковых растений нуклеотидной последовательности в гомологичных участках ДНК и выявление различий в этой последовательности, выраженных в процентах дивергенции, позволили молекулярным биологам говорить о существовании молекулярной дивергенции и ее соответствии морфологической. Было показано, что чем выше ранг морфологической дивергенции (вид, род, семейство и т. д.), тем больше показатель молекулярной дивергенции, и что со временем молекулярная дивергенция увеличивается. Были сформулированы два постулата: 1) сходство ДНК есть проявление филогенетического родства, а не результат конвергентной эволюции; 2) в сравниваемых гомологичных участках ДНК изменения происходят равномерно, с точностью часового механизма и одинаковой скоростью в разных организмах (Nei, 1987). В соответствии с этими тезисами система ламинариевых была представлена отличной от традиционной (Druehl, Saunders, 1992).

Родственные связи среди ламинариевых, выявленные рестрикционным анализом хлоропластной ДНК, в основном отразили эволюционные взаимоотношения в этой группе, установленные в соответствии с морфологическими признаками. Однако результаты анализа молекулярной дивергенции в главных семействах ламинариевых — *Laminariaceae*, *Alariaceae*, *Lessoniaceae* — позволили S. Fain с соавт. (1988) считать сем. *Lessoniaceae* сборным, чьи представители должны быть разделены между семействами *Laminariaceae* и *Alariaceae*, а L. Druehl и G. Saunders (1992) дали основание объединить *Alariaceae* и *Lessoniaceae* в сем. *Laminariaceae* и сократить число родов с 29 до 9. В объединенном сем. *Laminariaceae* хорошо обособились лишь 4 рода; *Laminaria*, *Egregia*, *Macrocystis* и *Alaria* (Druehl, Saunders, 1992). Оказалось, что степень морфологической дивергенции в сравнении со степенью дивергенции хлоропластной ДНК у ламинариевых больше, чем у цветковых и у красных водорослей. Это позволило молекулярным биологам сделать вывод о том, что роль морфологических признаков в таксономии ламинариевых преувеличена.

Однако молекулярная систематика еще слишком молода и не накопила фактов для вполне убедительных выводов. К тому же анализы дают разноречивые результаты. Так, по данным секвенирования хлоропластной ДНК, наиболее близкими между собой из разных семейств оказались роды *Nereocystis* и *Laminaria*, *Lessoniopsis* и *Alaria*, *Nereocystis* и *Alaria* (Fain et al., 1988). Данные рестрикционного анализа рибосомного ДНК цистрона (Druehl, Saunders, 1992) по типу цистрона позволяют выделить следующие группы родов: 1) *Macrocystis*, 2) *Egregia*, 3) *Alaria* (включая *Eisenia* и *Pterygophora*) и 4) *Nereocystis* (включая *Lessoniopsis*, *Postelsia* и *Laminaria*). В первом случае *Alaria* и *Lessoniopsis*, *Alaria* и *Nereocystis* оказываются близкими между собой, во втором случае — нет, так как имеют различные типы рДНК цистрона.

Сомнителен вывод о преувеличении роли морфологических признаков в системе ламинариевых. Рестрикционный анализ хлоропластной ДНК цветковых показал межродовую дивергенцию в сем. *Gramineae*, равную 0—1.2 %, в сем. *Leguminosae* — 6—10, в сем. *Solanaceae* — 3—13, между семействами *Solanaceae* и *Chenopodiaceae* — 30 % (Rhodes et al., 1981; Palmer, Zamir, 1982; Palmer et al., 1983; Clegg et al., 1984; все цит. по: Druehl, Saunders, 1992). В порядке *Laminariales* эти показатели меньше: показатель межсемейственной дивергенции равен 5.4—11.0 % (средний 7.2 %) и межродовой — 0—5.4 % (средний 3.7 %). Межсемейственная дивергенция *Laminariaceae*, *Alariaceae*, *Lessoniaceae* равна 5.4—6.9 %. Сем. *Chordaceae* дивергировало на 7.4—11.0 % от других ламинариевых, а род *Fucus* — на 10 % от *Chordaceae*

и на 12.2 % от *Laminaria* (Druehl, Saunders, 1992). Если рассматривать вид, род, семейство и т. д. как ступени дивергенции, то, согласно полученным данным, в каждой из двух групп показатель дивергенции от ступени к ступени увеличивается не меньше чем в 2 раза. Это позволяет говорить о существовании единой закономерности — об одном и том же интервале (шаге) дивергенции в системах бурых водорослей и цветковых растений. По данным рестрикционного анализа роды *Fucus* и *Laminaria*, *Fucus* и *Chorda* находятся на 3-й и 4-й ступени дивергенции, однако по морфологии, размножению, циклам развития, биохимическим признакам и т. д. они находятся на 5-й ступени (вид, род, семейство, порядок, класс или подкласс — в зависимости от избранной системы). Из сказанного следует, что нет основания считать ранги рода и семейства в порядке *Laminariales* неоправданно завышенными.

Требуют осторожности выводы, основанные только на данных молекулярной биологии, поскольку возможны искажения в филогенетических интерпретациях, обусловленные обменом генетическим материалом в результате гибридизации (межвидовой, межродовой), а также таким явлением, как горизонтальное перемещение генов от одного организма к другому посредством вирусов.

Существует и другая причина, по которой данные молекулярной биологии не могут быть истолкованы однозначно. Причина эта — явление эволюционных скачков, доказанных как палеонтологически, так и методами традиционной систематики и биогеографии. Возможно, эти скачки вызываются массовыми перемещениями генов в наследственном материале. Работы, связанные с исследованием «прыгающих» генов, позволяют надеяться, что именно на генетическом уровне будет выявлена материальная основа эволюционных скачков.

По результатам секвенирования 5С рРНК бурые водоросли произошли около 200 млн лет назад (л. н.) (Lim et al., 1986) в мезозое на границе триаса и юры. Согласно данным секвенирования хлоропластной ДНК семейства *Lessoniaceae*, *Alariaceae* и *Laminariaceae* произошли в промежутке времени 34.0—8.5 млн л. н. (в олигоцене—миоцене). Видовая радиация рода *Laminaria* началась 15—20 млн л. н., в раннем миоцене. Ламинариевые дивергировали примерно 65 млн л. н., в начале кайнозоя, когда началось формирование холодноводных фаун и флор (Lüning, 1985; Stam et al., 1988). По мнению K. Lüning (1985), ламинариевые произошли в третичное время в связи с похолоданием, наиболее существенным в конце эоцена 40 млн л. н. и в миоцене 15—10 млн л. н. от небольших по размерам водорослей, которые, возможно, появились в мелу в древнем Арктическом океане (бореальном заливе), широко открытом в северную Пацифику. Из третичного Арктического бассейна в северную Атлантику мигрировали представители примитивного сем. *Phyllariaceae* после соединения Атлантики с Арктикой 50 млн л. н. (в эоцене), где обитают и ныне. Но главные филогенетические стволы эволюционировали в северной Пацифике.

Помня об эволюционных скачках, нельзя безусловно полагаться на «молекулярные часы», а поэтому найденные временнЫе привязки считать окончательными.

Молекулярные биологи признают дискуссионность своих эволюционных построений, справедливо полагая и постоянно это оговаривая, что проблемы филогении и систематики должны решаться на основании анализа данных морфологии, цитологии, биохимии и молекулярной биологии, а мы добавим к этому экологию и биогеографию.

Наш опыт изучения бентосных многоклеточных водорослей позволяет объяснить некоторые моменты эволюции ламинариевых водорослей иначе, чем это принято. Эволюция этой группы представляется нам в следующем виде. *Laminariales* произошли от полиспорового, оогамного, разветвленного нитчатого предка вместе с *Desmarestiales* и *Sporochnales* (Перестенко, 1972). Об этом позднее писали M. Clayton (1984), D. Müller с соавт. (1985), H. Kawai (1992), I. Tan, L. Druehl (1996) и др. Путем надставок (анаболий) эволюционировала диплоидная фаза в цикле развития. В порядке *Sporochnales* морфогенез обусловился горизонтальной меристемой, в порядке *Desmarestiales* — вертикальной и у *Laminariales* — объемной (трехмерной). Таким образом, природой решалась стереометрическая задача, и из трех «проб» объемная (трехмерная) оказалась удачнее всего (Перестенко, 1972). Наибольшие изменения

претерпели, несомненно, ламинариевые. От общего со спорохновыми и десмарестиевыми предка их отделяет, по-видимому, еще одна предковая форма, спорофит которой имел паренхимное слоевище. От этого предка эволюция, вероятнее всего, шла путем архаллаксиса (Перестенко, 1972). Спорофит предковой группы ламинариевых, назовем ее протоламинариевые, имел более простую морфологию. Спорохновые и десмарестиевые произошли и эволюционировали в южном полушарии. Регионы родового разнообразия спорохновых — южноавстралийский и евроафриканский; десмарестиевых — юго-западная Атлантика. Ламинариевые эволюционировали в северном полушарии. Все три группы — умеренноводные организмы. Спорохновые — преимущественно (изначально) теплоумеренноводные, десмарестиевые — холодноводные. Родиной большинства ламинариевых следует считать Тихий океан. Из Тихого океана ламинариевые широко распространились в умеренных и холодных водах северного полушария и выселились в умеренные воды южного полушария. Однако, по нашему мнению, предковая группа ламинариевых, протоламинариевые, как и спорохновые с десмарестиевыми, эволюционировала в умеренноводном океане у берегов южного континента, а не в Арктическом бассейне, как предполагает Lüning (1985). От этого предка и произошли путем архаллаксиса, т. е. путем раннеонтогенетических изменений, современные ламинариевые. Эволюция происходила в 3 регионах: в северной Атлантике, северо-западной и северо-восточной Пацифике. В северной Атлантике эволюционировали семейства *Phyllariaceae* и *Chordaceae*, в северо-восточной Пацифике — сем. *Lessoniaceae*, в северо-западной Пацифике — сем. *Laminariaceae.*

В нашем представлении формирование ламинариевых в современном их составе происходило не менее чем в 5—6 формообразовательных центрах (Перестенко, 1988, 1994). Огромное значение в их развитии имели северотихоокеанские американские центры на участке побережья южная Аляска—о-в Ванкувер и у побережья Калифорнии, а также азиатские — Хонсийский у тихоокеанского побережья о-ва Хонсю; Северояпонско-Сахалинский в акватории южных и Малых Курил, Хоккайдо, южного Сахалина; один из двух берингийских центров, расположенных в Беринговом море. Южные приазиатские и Калифорнийский центры возникли у границ разнородных водных масс, типов термической стратификации, теплых и холодных течений: у берегов Азии в акватории, где от Сахалина до Хонсю соседствуют субарктическая, субтропическая и тропическая водные массы и соединяются струи субполярного компенсационного холодного течения Ойясио и сточного тропического течения Куросио, и у берегов Калифорнии, где сменяют друг друга срединно-тропическая и восточнотропическая водные массы и встречаются восточное холодное тропическое компенсационное Калифорнийское и восточнотропическое Мексиканское течения (течения, водные массы по: Степанов, 1983).

Становление этих центров можно считать событием отдаленных геологических эпох. Согласно данным ископаемой наземной флоры существование теплого течения в районе современного Японского моря возможно еще в раннем миоцене (Минато и др., 1968). В раннем плиоцене морская фауна Сахалина, Хоккайдо, северо-восточного Хонсю была холодноводнее фауны центрального Хонсю; аналогичные фауно-флористические различия существуют и в современную эпоху. В позднем плиоцене в результате похолодания климата более холодноводная фауна распространилась вдоль тихоокеанского побережья Хонсю до южной границы региона Канто (п-ов Босо), где проходит современная граница между бореальной и тропической морскими фаунами. Все это говорит о том, что характерные черты гидрологического режима региона могли сформироваться в более отдаленную эпоху: в конце палеогена — в олигоцене (Минато и др., 1968; Кафанов, 1982) или в неогене, когда в результате открытия и углубления пролива Дрейка и образования в миоцене замкнутого кругового течения вокруг Антарктиды возник современный (или близкий к нему) тип океанической макроциркуляционной системы (Квасов, 1985). К этому времени, возможно, относится и возникновение Калифорнийского центра. Формообразовательный центр, расположенный к северу от него, вероятнее всего, функционировал или в акватории

современной северной границы восточной разновидности субарктической водной структуры, или в акватории, прилежащей к району горно-долинного и прибрежного морского оледенения Якатага, которое образовалось не позднее 7—5 млн л. н. и просуществовало до голоцена (Кафанов, 1982). Оледенение носило локальный характер, но оно обусловливало резкое похолодание в прилежащих акваториях и фаунистические (следовательно, флористические) контрасты. Так, среднемиоценовые малакофауны в районе залива Аляска имели холодноводный характер, в районе северо-западного Вашингтона — умеренно тепловодный (Кафанов, 1982). Существование берингийских центров, Северного и Юго-Западного, было обусловлено периодическим соединением водных масс арктического и тихоокеанского бассейнов через Берингов пролив в периоды трансгрессий.

В Калифорнийском центре развились формы с ветвящимся стволиком и множественными пластинами, относимые к сем. *Lessoniaceae*; в Хонсийском — формы с неветвящимся стволиком и цельными и двураздельными пластинами, относимые к сем. *Alariaceae*, роды *Ecklonia* и *Eisenia*. Оба рода в настоящее время распространены на границе бореальной и тропической зон — в бореально-тропической интерзоне (Перестенко, 1982). Однако в доледниковое время и, возможно, в периоды значительного потепления, когда северная граница тропической зоны сдвигалась далеко на север (Жузе, 1962), эти теплоумеренные формы имели более широкое распространение. Именно в один из этих периодов расселился к берегам Америки род *Eisenia*. С наступлением ледниковой эпохи в северном полушарии, с чередованием ледниковых периодов с периодами потепления формообразовательные процессы активизировались. Произошло ли вымирание определенного числа видов и родов в быстро меняющихся условиях обитания, или только уменьшение ареала и сосредоточение тепловодных видов у границы с тропической зоной, или то и другое, ввиду отсутствия ископаемых остатков сказать трудно, но то, что возник ряд новых, молодых видов, — несомненно. Самое большое число видов насчитывает род *Laminaria*. Этот род занимает господствующее положение в сублиторальной растительности бореальной области и не имеет больших дизъюнкций, подвержен значительной внутривидовой и видовой дифференциации, включает в себя много молодых видов. Значительная их часть сконцентрирована на небольшом пространстве шельфа Японских о-вов. Здесь, у берегов Хоккайдо, в акватории Североянонско-Сахалинского центра, обитает 13—15 видов (Tokida et al., 1980; Druehl et al., 1988). Большинство их таксономически близки между собой, и видовой статус некоторых подвергается сомнению (Петров, 1972; Druehl et al., 1988). Но если даже реальных видов гораздо меньше, число полиморфных близких видов настолько велико, что молодость их очевидна. Из всех видов *Laminaria*, обитающих в водах Японии, только *L. yezoensis* Miyabe и *L. saccharina* (L.) Lam. не являются туземными видами (Tokida et al., 1980). За пределами этой акватории на весьма протяженном шельфе России обитают 8 видов: *L. angustata* Kjellm., *L. bongardiana* Post. et Rupr., *L. cichorioides* Miyabe, *L. japonica* Aresch., *L. longipes* Bory, *L. inclinatorhiza* Ju. Petr. et V. Voz., *L. saccharina* (L.) Lam., *L. yezoensis* Miyabe. 8 видов известны у берегов Америки: *L. bongardiana*, *L. saccharina*, *L. setchellii* Silva, *L. yezoensis*, *L. longipes*, *L. sinclairii* (Harv. ex Hook. f. et Harv.) Farlow, Anderson et Eaton, *L. farlowii* Setch., *L. ephemera* Setch. Всего 12 видов. В северной Атлантике и в Северном Ледовитом океане распространены *L. saccharina*, *L. solidungula* J. Ag., *L. digitata* (Huds.) Lam. В северной Атлантике — *L. hyperborea* (Gunn.) Foslie, *L. ochroleuca* De la Pylaie (*L. ochroleuca* и *L. rodriguesii* Bornet — в Средиземном море). В южной Атлантике известны *L. pallida* (Grev.) J. Ag., *L. schinzii* Foslie, *L. brasiliensis* Joly et Oliveira Filho и *L. abyssalis* Joly et Oliveira Filho. Все это характеризует род *Laminaria*, самый простой по морфологии, как молодое образование.

Наиболее древними в современном составе группы нам представляются роды с наиболее сложной анатомией и морфологией, населяющие наиболее стабильные в ледниковую эпоху пограничные воды бореальной и тропической зон. К ним относятся и имеют родовое разнообразие у тихоокеанского побережья Северной Америки

представители сем. *Lessoniaceae*, которое достоверно известно с миоцена. По отчетливым отпечаткам в калифорнийских отложениях соответствующего возраста был описан вид и род *Julescraneia grandicornis*, соединяющий черты морфологии двух современных родов: *Pelagophycus* и *Nereocystis*, которые и ныне обитают в районе нахождения отложений (Parker, Dawson, 1965).

В северо-западной Пацифике эволюционировала группа (несколько тепловодных родов), относимая K. Okamura (1936) к подсем. *Thalassiophylleae* в сем. *Laminariaceae*: роды *Ecklonia*, *Eisenia*, *Eckloniopsis*, *Arthrothamnus*, *Thalassiophyllum* и *Hedophyllum*. Изучая рост и развитие ламинариевых Японии, Okamura (1927) показал, что молодой род *Ecklonia* не отличается от *Laminaria*, а *Eisenia* в онтогенезе проходит стадию *Ecklonia*. Так же как у *Eisenia*, подвергается бифуркации пластина у *Arthrothamnus* и *Thalassiophyllum* (Setchell, 1905). Все это свидетельствует о кусте близкородственных форм с неразветвленным стволом и пластиной, бифуркацию которой можно принять за ветвление ствола (или действительно затрагивающую верхнюю часть ствола). *Ecklonia* в онтогенезе проходит стадию *Laminaria*, но это не значит, что *Laminaria* является предковой формой *Ecklonia*. Наш опыт изучения тихоокеанской бореальной флоры говорит о том, что с началом прогрессирующего похолодания, завершившегося резкими колебаниями в состоянии ледового покрова, а следовательно, климата и гидрологии, активизировался такой механизм формообразования, как неотения, и как следствие этого такая форма эволюции, как педоморфоз, проявившийся в упрощении морфологии молодых родов. Наш вывод о возможности упрощения морфологии в процессе эволюции основывается на том, что размножение водорослей может наступать на разных стадиях онтогенеза и нередко в том возрасте, когда морфогенетические потенции реализовались не полностью. Это может происходить с сезонным понижением температуры и при расселении видов в бореальной зоне с юга на север, т. е. проявляться как в сезонной (во времени), так и в географической изменчивости (в пространстве). Эта изменчивость проявляется в поколениях и популяциях. Так, в заливе Посьета (Японское море) осенние (октябрьские) поколения красной водоросли *Polysiphonia japonica* Harv. и некоторые летние имеют очень короткий период вегетации. Органы размножения у них закладываются в ювенильном состоянии, когда слоевище достигает в длину от нескольких сотен микронов до 1 см и когда кора из небольшого числа клеток покрывает всего лишь несколько нижних члеников. Сходное явление наблюдается у осенних поколений *Campylaephora crassa* (Okam.) Nakam. Зимне-весенние поколения *Polysiphonia morrowii* Harv. сильно отличаются от летне-осенних тем, что начинают размножаться, когда стихидии (специализированные спорангиеносные веточки) и согнутые веточки ограниченного роста еще не сформировались и тетраспорангии развиваются в обычных веточках (Перестенко, 1980). У *Grateloupia acuminata* Holmes неотенические различия имеют уже межпопуляционный характер: в заливе Петра Великого (Японское море) у этого вида в пролификациях — образованиях более молодых — сердцевина рыхлее, чем в пластине; периклинальные нити развиты в ней беднее, отчетливее видны антиклинальные нити. В целом анатомическое строение таких пролификаций более соответствует строению слоевища японских образцов этого вида, чем строение самой пластины (Перестенко, 1980). То же наблюдается у бурой водоросли *Papenfussiella kuromo* (Yendo) Inagaki. Анатомическое строение японской водоросли *Papenfussiella* соответствует строению самых молодых частей слоевища этой водоросли из залива Петра Великого — верхушек ветвей и конечных веточек (Перестенко, 1980). Превращение возрастной (или сезонной) изменчивости в эколого-географическую было обнаружено нами у *Polysiphonia japonica* и *Ceramium kondoi* Yendo. Степень развития коры у *Polysiphonia japonica*, как мы уже говорили, зависит от возраста растения и от сезона. У молодых стерильных растений кора развита слабее, чем у фертильных. У осенних, зимних и весенних поколений (при пониженной температуре) кора развивается более скудно, чем у летних поколений (Перестенко, 1980). На о-ве Итуруп и в Карагинском заливе (Камчатка) по морфологии вид *P. japonica* более всего близок осенним поколениям из Японского моря (на Камчатке

у этого вида кора не развивается). В Японском море весной и летом слоевище *Ceramium kondoi* ветвится ди-, три-, тетрахотомически и поочередно и обильно покрыто адвентивными веточками. Осенью, в ноябре, слоевище ветвится дихотомически, при низких температурах адвентивные веточки не развиваются. На Камчатке, в заливе Карагинском, летом обитает форма с морфологией япономорского осеннего поколения этого вида. Хорошо прослеживается превращение возрастной (или сезонной) изменчивости в географическую у двух бурых водорослей из порядка *Chordariales*: *Sphaerotrichia divaricata* (Ag.) Kyl. и *Chordaria flagelliformis* (Müll.) Ag. У *S. divaricata* в Тихом океане в направлении с севера на юг слоевище грубеет и становится толще; в нитях ассимиляционного слоя число клеток нередко сокращается на 1—2. Сходная изменчивость наблюдается в индивидуальном и сезонном развитии водоросли в южной части ареала, в заливе Петра Великого: растения с возрастом и летом становятся грубее и толще. То же явление наблюдается и у *Chordaria flagelliformis*. И наконец, широко распространенный в бореальных водах Тихого океана *Gloiopeltis furcata* (Post. et Rupr.) J. Ag. имеет черты ювенильной организации близкого субтропического вида *G. coliformis* Harv., от которого этот вид произошел (Перестенко, 1988).

Очевидно, что освоение среды, характеризующейся значительным температурным градиентом в пространстве и времени, в ряде случаев сопровождалось формообразованием на основе незавершенного морфогенеза с проявлением черт ювенильности (у ламинариевых — цельная пластина, неразветвленный стволик, отсутствие пневмоцист). В условиях гляциального похолодания сформировались простые пластинчатые формы семейства *Crossocarpaceae* (*Rhodophyta*), которое, как мы имеем основание считать, распространилось от берегов Америки и в процессе расселения пополнилось видами с признаками вторичного упрощения (Перестенко, 1988, 1994). В этих же условиях от рода *Ecklonia* дивергировал род *Laminaria* (или, во всяком случае, большинство видов). Род расселился в северной Пацифике, пополнился новыми видами в азиатских и американских центрах формообразования, выселился в северную и южную Атлантику. Первые дигитатные виды произошли раньше, чем виды с цельной пластиной (tom Dieck, 1992), — об этом свидетельствуют результаты межвидового скрещивания (tom Dieck, 1992) и характер распространения видов с пальчатой (секция *Digitatae*) и цельной (секция *Simplices*) пластинами. Скрещивание показало близкое родство видов из секции *Simplices*, обитающих в северной Атлантике и северной Пацифике (Lüning, 1975; Lüning et al., 1978; Egan et al., 1990), но филогенетическую отдаленность атлантических и тихоокеанских видов из секции *Digitatae* (tom Dieck, 1992). Было показано, что дигитатные виды двух океанов разобщены не только географически, но и генетически. Скрещивание северопацифических *Laminaria setchellii* и *L. bongardiana* с североатлантическими *L. hyperborea*, *L. digitata* и *L. ochroleuca* не имело успеха при всех комбинациях или давало спорофит, не превышающий при длительном выращивании (3—11 мес) 3 см в дл. (tom Dieck, 1992). В то же время скрещивание различных географических изолятов видов *Laminaria* (*L. saccharina* и *L. longicruris* из северной Атлантики; *L. saccharina* из северной Атлантики и северной Пацифики; североатлантического *L. saccharina* и японского *L. ochotensis* Miyabe, а также некоторых японских видов) дало положительные результаты (Yabu, 1964; Lüning, 1975; Lüning et al., 1978; Bolton et al., 1983; Egan et al., 1990). По данным I. tom Dieck (1992), атлантические дигитатные виды тепловоднее тихоокеанских. Тихоокеанский вид *L. bongardiana* по всем термопатическим показателям холодноводнее остальных дигитатных видов: он имеет оптимум роста при 10 °C, погибает при 18 °C и медленно, но растет при 0 °C. Температурный оптимум гаметогенеза — 5 °C. Только арктический вид *L. solidungula* более чувствителен к высоким температурам и лучше адаптирован к низким, чем *L. bongardiana*. *L. setchellii* , *L. hyberborea* и *L. digitata* имеют оптимум роста при 10—15 °C. Однако тихоокеанский вид *L. setchellii* более чувствителен к высоким температурам, чем атлантические *L. hyperborea* и *L. digitata*: спорофит погибает при 20 °C, гаметофит ингибируется при 17 °C, в то время как *L. hyperborea* и *L. digitata* выживают при

температуре 20 и 21 °С соответственно и все еще размножаются при температуре 17 °С (tom Dieck, 1992). Ограниченную способность тихоокеанских видов расти и размножаться при температуре выше 15 °С некоторые авторы (Lüning, 1990; Lüning, tom Dieck, 1990) объясняют более длительным существованием низкотемпературных условий обитания в северной Пацифике, чем в северной Атлантике. Однако термопатические характеристики дигитатных видов можно объяснить иначе. Широко распространенный в северной Пацифике полиморфный вид *L. bongardiana*, судя по термопатии, широкому ареалу и ведущей роли в экосистемах шельфа, произошел недавно, скорее всего в плейстоцене, в суровых условиях северо-западного тихоокеанского предледниковья и, судя по ареалу, в одном из азиатских центров (Охотоморском или южном Беринговоморском), в то время как атлантические дигитатные виды сформировались в умеренноводных условиях плиоцена—плейстоцена (или миоцена?); в плейстоцене — в одно из послеледниковий. Различия в термопатии и нескрещиваемость *L. bongardiana* и *L. setchellii* свидетельствуют, по-видимому, о их происхождении в разных формообразовательных центрах. Таким образом, формирование дигитатных видов по времени было растянуто и происходило в нескольких формообразовательных центрах. Вследствие своей большей толерантности к высоким температурам атлантические дигитатные виды выселились в южное полушарие.

Происхождение видов с нерассеченными пластинами по времени было более сжатым. Все западнотихоокеанские и атлантические виды явно молоды и скорее всего плейстоценового или позднеплиоценового происхождения.

Считать род *Laminaria* безоговорочно монофилетическим нет основания, поскольку само явление педоморфоза у водорослей допускает параллелизм в развитии форм. С этой точки зрения интересны виды, прикрепляющиеся подошвой (*L. yezoensis*, *L. solidungula*), и виды с ризомами (*L. longipes* и *L. sinclairii*). Два последних характеризуются развитием разветвленного ризома — стелющейся хорошо развитой стеблеподобной части слоевища, от которой вверх растут многочисленные пластины и которая прикрепляется к грунту ризоидами. Какова же природа стеблеподобного ризома у ламинарии? Это образование может иметь одинаковое происхождение со столонами *Ecklonia stolonifera* или представлять собой модификацию разветвленного, но стелющегося стволика. В первом случае эти виды произошли от эклониевого предка, во втором — от лессониевого предка путем неотенического формообразования. Ответ можно получить лишь при тщательном изучении анатомии меристемы слоевища и ее функции в течение онтогенеза. Именно этот раздел анатомии ламинариевых разработан менее всего, хотя изучение ранних этапов развития слоевища и функции меристемы дает возможность ответить на ряд вопросов филогении и систематики группы.

Из представителей сем. *Lessoniaceae* самый широкий ареал имеет род *Macrocystis*. *M. integrifolia* Bory распространен у берегов Северной Америки (от Британской Колумбии до южной Калифорнии) и Южной Америки. *M. pyrifera* (L.) C. Ag. обитает от Аляски до п-ова Калифорния (Bahia Magdalene), у берегов Южной Америки, южной Африки и южной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, островов Лорд Хов, Тристан-да-Кунья, Фолклендских, Галапагос. Образует мощные поселения, подводные «леса» на глубине 6—20(80) м. Этот вид был распространен шире: еще в XIX в. его ареал включал в себя побережья Камчатки и Сахалина. Более широкий ареал у этого вида был и у побережья Северной Америки. *M. integrifolia* рос у западного побережья Сахалина и в заливе Анива. Род *Lessonia* распространен в южном полушарии: 1 вид у Новой Зеландии (*L. variegata* J. Ag.), 1 у южной Австралии (*L. corrugata* Lucas) и 4 вида у Южной Америки (*L. flavicans* Bory, *L. vadosa* Searles, *L. nigrescens* Bory и *L. trabeculata* Villouta et Santelices), у побережья Перу, Чили, Аргентины и Фолклендских о-вов к югу от 17° ю. ш. в Тихом океане (Мольендо) и к югу от 47° ю. ш. в Атлантическом океане (Пуэрто-Десеадо) до 55°59′ ю. ш. (мыс Горн). У берегов Чили в сублиторали заросли *Macrocystis* разделяют заросли 2 видов *Lessonia* (Searles, 1978). Причем местами молодые растения *Macrocystis pyrifera* были неотличимы от *Lessonia* (Searles, 1978). Эти растения имели гладкие толстые

пластины, и только наличие небольшого числа пневмоцист позволяло избежать ошибки при их идентификации. Автор считает, что примеры *Macrocystis*-подобных растений *Lessonia* и *Lessonia*-подобных растений *Macrocystis* свидетельствует о существовании между обоими родами обмена генами (Searles, 1978 : 368). Однако мы объясняем это сходство тем, что род *Lessonia* произошел от рода *Macrocystis* путем педоморфоза при расселении последнего в южном полушарии; именно поэтому род *Lessonia* распространен только в южном полушарии, за исключением *L. laminariaeoides* Post. et Rupr. из Охотского моря — вида, сформировавшегося там в результате западнотихоокеанской миграции одного из аустральных видов в одно из ледниковий (Перестенко, 1988).

Итак, эволюция ламинариевых связана с похолоданием, признаки которого отмечены еще в мелу, но прогрессировать оно стало с конца эоцена, 38—40 млн л. н., когда началось покровное оледенение Антарктиды и охлаждение водных масс в океане. Наиболее сильное похолодание наблюдалось в южном полушарии в конце миоцена (Мягков, 1989). Затем покровное оледенение стало возникать сначала в горных областях северного полушария, а затем на равнинах Европы и Северной Америки. Около 2—3 млн л. н. похолодание захватило средние широты. Примерно 1.8 млн л. н. начались крупные осцилляции ледниковых щитов, отразившиеся в чередовании ледниковых и межледниковых периодов (Матишов, Павлова, 1990). Климатические изменения, связанные с изменением ледникового режима, происходили быстро — в течение нескольких тысячелетий. Например, максимум последнего, вюрмского, оледенения был недавно, всего 18—20 тыс. л. н.

Несомненно, педоморфоз как одна из форм эволюционного процесса был реакцией бентосных водорослей на резкие и значительные изменения условий обитания в связи с осцилляцией ледового режима. Педоморфоз, по мнению А. А. Любищева (1982), «видимо, ведет к наиболее перспективным изменениям» (с. 70), поскольку «эта форма эволюции может быть гораздо более быстрой, пластичной и сопровождаться „омолаживанием" филогенетических стволов» (с. 206), а «в ряде случаев возможен выход из тупика эволюции» (с. 81).

Именно неотеническим путем из примитивных голосеменных (более примитивных, чем беннеттитовые и цикадовые) возникли господствующие ныне на планете семенные растения (Тахтаджян, 1961).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жузе А. П. Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. М., 1962. 259 с.

Кафанов А. И. Кайнозойская история малакофаун шельфа северной Пацифики // Морская биогеография. М., 1982. С. 134—176.

Квасов Д. Д. Резкие изменения климата в кайнозое и их влияние на развитие фаун // Тр. Зоол. ин-та АН СССР: Климат и фауна кайнозоя. 1985. Т. 130. С. 95—109.

Любищев А. А. Проблема формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. 278 с.

Матишов Г. Г., Павлова Л. Г. Общая экология и палеогеография полярных океанов. Л., 1990. 224 с.

Минато М., Гораи М., Фунахаси М. Геологическое развитие Японских островов. М., 1968. 719 с.

Мягков С. М. Антарктида: прошлое и будущее оледенения. М., 1989. 160 с.

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 750—764.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. М., 1982. С. 99—114.

Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1988. 397 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 332 с.

Петров Ю. Е. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour. // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 47—58.

Степанов В. Н. Океаносфера. М., 1983. 270 с.
Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. М., 1961. 133 с.
Bolton J. J., Germann I., Lüning K. Hybridization between Atlantic and Pacific representatives of the Simplices section of *Laminaria* (*Phaeophyta*) // Phycologia. 1983. Vol. 22. N 2. P. 133—140.
Clayton M. N. Evolution of the *Phaeophyta* with particular reference to the *Fucales* // Progress in phycological research. 1984. Vol. 3. P. 11—46.
Druehl L. D., Foottit R. G., Masuda M. Morphological affinities of Japanese species of *Laminaria* (*Phaeophyta*) // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 3. P. 405—412.
Druehl L. D., Saunders G. W. Molecular explorations in kelp evolution // Progress in phycological Research. 1992. Vol. 8. P. 47—83.
Egan B., Garsia-Ezquivel Z., Brinkhuis B. H., Yarish C. Genetics of morphology and growth in *Laminaria* from the North Atlantic Ocean — implications for biogeography // Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic. Berlin, 1990. Vol. G 22. P. 147—171.
Fain S. R., Druehl L. D., Baillie D. L. Repcat and single copy sequences are differentially conserved in the evolution of kelp chloroplast DNA // J. Phycol. 1988. Vol. 24. N 3. P. 292—302.
Henry E. C., Cole K. M. Ultrastructure of swarmers in the *Laminariales* (*Phaeophyceae*). I. Zoospores // J. Phycol. 1982. Vol. 18. N 4. P. 550—569.
Henry E. C., South G. R. Phyllariopsis gen. nov. and reappraisal of the *Phyllariaceae* Tilden 1935 (*Laminariales*, *Phaeophyceae*) // Phycologia. 1987. Vol. 26. N 1. P. 9—16.
Kawai H. A summary of the morphology of chloroplasts and flagellated cells in the *Phaeophyceae* // Korean J. Phycol. 1992. Vol. 7. N 1. P. 33—43.
Kawai H., Kurogi M. On the life history of *Pseudochorda nagaii* (*Pseudochordaceae* fam. nov.) and its transfer from the *Chordariales* to the *Laminariales* (*Phaeophyta*) // Phycologia. 1985. Vol. 24. N 3. P. 289—296.
Kjellman F. R. Phaeophyceae // Engler A., Prantl K. Die natürl. Pflanzenfamilien. Tell 1. Abt. 2. Leipzig, 1893. P. 197—297.
Kylin H. Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen // Berich. Deutsch. Botan. Ges. 1917. Bd 35. H. 3. S. 298—310.
Lim B.-L., Kawai H., Hori H., Osawa S. Molecular evolution of 5S ribosomal RNA from red and brown algae // Jap. J. Genet. 1986. Vol. 61. P. 169—176.
Lüning K. Kreuzungsexperimente an *Laminaria saccharina* von Helgoland und von der Isle of Man // Helgol. wissensch. Meeresunters. 1975. Bd 27. H. 1. S. 108—114.
Lüning K. Meeresbotanik. Stuttgart, 1985. 375 S.
Lüning K. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. New York, 1990. 527 p.
Lüning K., Chapman A. R. O., Mann K. H. Crossing experiments in the non-digitate complex of *Laminaria* from both sides of the Atlantic // Phycology. 1978. Vol. 17. N 3. P. 293—298.
Lüning K., tom Dieck I. The distribution and evolution of the *Laminariales*: North Pacific — Atlantic relationships // Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic. Berlin, 1990. Vol. G 22. P. 187—204.
Maier I., Müller D. D. Sexual pheromones in algae // Biol. Bull. 1986. Vol. 170. P. 145—175.
Müller D. D., Maier I., Gassmann G. Survey on sexual pheromone specifity in *Laminariales* (*Phaeophyceae*) // Phycologia. 1985. Vol. 24. N 4. P. 475—477.
Nei M. Molecular evolutionary genetics. New York, 1987. 512 p.
Okamura K. Laminariaceae // Icones of Japanese Algae. Tokyo, 1927. Vol. 5. N 8. P. 135—157.
Okamura K. Nippon Kaiso Si. Tokyo, 1936. 977 p.
Oltmanns P. Morphologie und Biologie der Algen. Zweiter Band. *Phaeophyceae — Rhodophyceae.* Jena, 1922. 439 S.
Parker B. C., Dawson E. Y. Non calcareous marine algae from California miocene deposits // Nova Hedwigia. 1965. Vol. 10. H. 1-2. P. 273—285.
Schmitz K. A cell system for symplastic transport of photoassimilate between meristoderm and sieve elements in *Alaria tenuifolia* // Mar. Biol. 1984. Vol. 78. P. 209—214.
Searles R. B. The genus *Lessonia* Bory (*Phaeophyta*, *Laminariales*) in Southern Chile and Argentina // Br. Phycol. J. 1978. Vol. 13. N 4. P. 361—381.
Setchell W. A. Post-embryonal stages of the *Laminariaceae* // Univ. California Publ. Bot. 1905. Vol. 2. N 4. P. 115—138.
Setchell W. A., Gardner N. L. The marine algae of the Pacific coast of North America. Part III. *Melanophyceae* // Univ. California Publ. Bot. 1925. Vol. 8. Pt 3. P. 383—898.
Stam W. T., Bot P. V. M., Boele-Bos S. A. et al. Single copy DNA—DNA hybridizations among five species of *Laminaria* (*Phaeophyceae*): phylogenetic and biogeographic implications // Helgol. Meeresunters. 1988. Vol. 42. N 2. P. 251—267.

Tan I. H., Druehl L. D. A ribosomal DNA phylogeny supports the close evolutionary relationships among the *Sporochnales*, *Desmarestiales* and *Laminariales* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. 1996. Vol. 32. N 1. P. 112—118.

Tilden J. E. The algae and their life relations. Minneapolis, 1935. 550 p.

Tokida J., Nakamura Y., Druehl L. D. Typifications of the species of *Laminaria* (*Phaeophyta*, *Laminariales*) described by Miyabe, and taxonomic notes on the genus in Japan // Phycologia. 1980. Vol. 19. N 4. P. 317—328.

tom Dieck I. North Pacific and North Atlantic digitate *Laminaria* species (*Phaeophyta*): hybridization experiments and temperature responses // Phycology. 1992. Vol. 31. N 2. P. 147—163.

Yabu H. Early development of several species of *Laminariales* in Hokkaido // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1964. Vol. 12. N 1. P. 1—72.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VII 1997

SUMMARY

Based on the study of the pacific boreal flora a conclusion is made that the onset of progressing fall of temperature culminating in the sharp fluctuation of the ice cover condition was accompanied by the activation of such mechanism of the new form appearance as neoteny. Consequently paedomorphosis was also activated that was manifested in the simplification of morphology of young genera. The genus *Laminaria* dominating in boreal shelf and the genus *Lessonia* of the southern hemisphere were formed in the *Laminariales* group as a result of paedomorphosis. In this group the most ancient are algae of the most complex morphology such as the members of the *Lessoniaceae* inhabiting bordeline waters of boreal and tropical zones which were most stable during ice age.

УДК 581.526.323.3 : 581.9(268.56)

© К. Л. Виноградова

БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО МОРЯ

K. L. VINOGRADOVA. BIOGEOGRAPHICAL FEATURES OF THE BENTHOS FLORA OF THE WESTERN CHUKCHI SEA

На основе таксономического и хорологического анализов обсуждаются зональные и провинциальные особенности флоры *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* западной части Чукотского моря. По таксономической структуре современная флора моря более сходна с региональными флорами других арктических районов, чем с флорой соседних районов Тихого океана. По характеру широтно-зонального распространения во флоре выделяются арктический, высокобореально-арктический, высокобореальный, бореально-арктический, бореальный и мультизональный элементы. Облик флоры определяют эвритермные виды умеренно водной природы, общие с бореальной зоной; собственно арктических видов менее 10 %. Большое количество видов, общих с видами северных частей Тихого и Атлантического океанов, свидетельствует о широких связях между арктической, североатлантической и северотихоокеанской флорами, однако не отражает одностороннего влияния последних на первую. Благодаря пограничному положению Чукотского моря собственно тихоокеанский элемент составляет заметную долю, роль собственно атлантического элемента менее значительна. В целом характер распространения и родственные связи видов, общих с видами Атлантического и Тихого океанов, позволяют отнести многие из них к автохтонному арктическому элементу и допустить, что они были широко распространены в Северном Ледовитом океане в плиоцене и плейстоцене, откуда мигрировали к югу. Несмотря на положение экотона и наличие заметного количества тихоокеанских видов, бентосная флора Чукотского моря относится к ледовитоморской флоре Арктатлантической биогеографической области.

Инвентаризация таксономического разнообразия *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta* Чукотского моря, проведенная на основе ревизии опубликованных ранее данных и изучения новых материалов (Виноградова 1997а, б, в), позволила уточнить и существенно дополнить известный до сих пор для моря список водорослей и сделала его достаточно репрезентативным для проведения анализа флоры. Благодаря пограничному положению моря на стыке двух флор — арктической и бореальной тихоокеанской — определение его биогеографического статуса приобретает особый интерес.

В настоящей статье рассматривается флора не всего моря, а только западной его части. Благодаря распределению водных масс и течений сибирское побережье моря является особым районом, фитогеографический статус которого представляет самостоятельный интерес. Кроме того, опубликованных данных по американскому побережью моря недостаточно для включения их в анализ.

Чукотское море расположено над шельфом, край материковой ступени является северной границей моря. Климат моря — арктический. Зима со среднесуточными температурами ниже 0 °С длится около 9 мес, лето — короткое и прохладное, с большим количеством заморозков. Особенности гидрологического режима моря (Ушаков, 1952; Коучмен и др., 1979) определяются распределением водных масс, которое в свою очередь зависит от рельефа дна. Акватория моря находится под заметным влиянием вод, поступающих через Берингов пролив. Через восточную часть пролива поступают аляскинские прибрежные воды, которые движутся вдоль восточного побережья Чукотского моря параллельно рельефу дна. Этот поток раздваивается у мыса Хоп, образуя ветвь на северо-запад к о-ву Геральд. Аляскинская водная масса

характеризуется малой соленостью (менее 31 ‰), высокими летними температурами (6—10—15 °С), широким диапазоном летних температур и солености. Через западную часть пролива в Чукотское море поступают 2 водные массы — беринговоморского шельфа и анадырская, которые сразу севернее пролива формируют одну беринговоморскую водную массу, занимающую западный и центральный районы южной части моря. Эта водная масса характеризуется более солеными (соленость 31—32 ‰) и более холодными водами. Средние летние температуры — 4—6 °С, с летним минимумом 2 °С. Таким образом, фактически через все сечение Берингова пролива наблюдается движение вод из Берингова моря в Чукотское, при этом восточный поток отличается большей интенсивностью и большей скоростью движения. Третья водная масса, оказывающая основное влияние на гидрологию западной части моря, — сибирская. Поступая через пролив Лонга из Восточно-Сибирского моря, она движется вдоль западного побережья на юго-восток и несет опресненные (соленость менее 30 ‰) и холодные воды (средние летние температуры — 0—4 °С). Таким образом, для моря характерны сложная структура вод, значительные колебания температуры по сезонам и неоднородность температурных условий по акватории моря.

В результате инвентаризации на сибирском побережье Чукотского моря выявлено 65 видов водорослей: 15 — *Chlorophyta*, 24 — *Phaeophyta*, 26 — *Rhodophyta.* В таксономический анализ включено 69 видов, поскольку к опубликованным спискам (Виноградова, 1997а, б, в) добавлены 4 вида, отмеченные на шельфе о-ва Врангеля (Яковлева, 1996) и не найденные до сих пор на материковом побережье (*Enteromorpha prolifera* (O. Müll.) J. Ag., *Acrosiphonia arcta* (Dillw.) J. Ag., *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour., *Palmaria palmata* (L.) O. Kuntze). Из биогеографического анализа, в свою очередь, исключены 4 вида неясного распространения — *Acrochaete* sp., *Chlorochytrium inclusum* Kjellm., *Prasiola crispa* (Lightf.) Menegh., *Lithoderma fatiscens* Aresch.

Оценка видового состава и пропорций флоры, анализ условий обитания в этом районе, в частности характера грунтов, сравнение с флорой соседних районов позволяют считать полученный список достаточно полным, чтобы анализировать на его основе флору как целое. По флористическому разнообразию обсуждаемый район сопоставим с другими арктическими и высокобореальными, в том числе соседними, районами, флора которых изучена достаточно подробно, — Землей Франца-Иосифа (62 вида), Чаунской губой Восточно-Сибирского моря (63 вида), Анадырским заливом Берингова моря (70 видов). Соотношение числа видов *Rhodophyta* и *Phaeophyta* во флоре (R/P = 1.1) отражает естественные пропорции флоры и тем самым подтверждает полноценность списка. Следует заметить, что значение коэффициента сохраняется, если его рассчитать для всего моря с учетом видов, известных (по неопубликованным данным) на американском побережье. Для северо-западной части Берингова моря коэффициент R/P = 1.3. По-видимому, данный список может быть увеличен не более чем на 10—15 видов, в первую очередь за счет видов широкого бореально-арктического распространения, которые отмечены по обе стороны от Чукотского моря — в Восточно-Сибирском море и в северной части Тихого океана (таких, как *Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz., *Ralfsia fungiformis* (Gunn.) S. et G., *Audouinella efflorescens* (J. Ag.) Papenf. и др.), а также за счет некоторого числа бореальных тихоокеанских видов.

Характерной особенностью флоры Чукотского моря, как и других арктических флор, является пестрый таксономический состав, т. е. значительное количество родов и семейств, которое приходится на относительно небольшое число видов (табл. 1).

В среднем всего 1.3 вида приходится на 1 род и 2 вида на 1 семейство, при этом 80 % родов и 44 % семейств представлены только 1 видом. Эти пропорции становятся более показательными, если их проследить в ряду региональных флор (Виноградова, 1973, 1978, 1987, 1994).

Из данных табл. 2 следует, что по пропорциям чукотоморская флора сравнима с флорами Земли Франца-Иосифа, Восточно-Сибирского моря и северо-западной части Берингова моря и заметно отличается от региональных флор бореальной зоны.

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая структура и пропорции флоры Чукотского моря

Филумы	Число					
	семейств	родов	видов	видов в роде	видов в семействе	родов в семействе
Chlorophyta	7	13	17	1.3	2.4	1.8
Phaeophyta	13	18	25	1.4	1.9	1.4
Rhodophyta	14	24	27	1.1	1.9	1.7
Всего	34	55	69	1.3	2.0	1.6

Максимальное число видов в семействе — 6. В качестве ядра флоры выделены семейства, содержащие более 2 видов. Таких семейств всего 9, они охватывают 49.2 % видов. Это *Rhodomelaceae* (6 видов), *Acrosiphoniaceae* (5 видов), *Ectocarpaceae*, *Chaetophoraceae* (по 4 вида), *Cladophoraceae*, *Ralfsiaceae*, *Sphacelariaceae*, *Laminariaceae*, *Ceramiaceae* (по 3 вида). 10 семейств (30 %) содержат по 2 вида и 15 (44 %) — по 1. Глазомерное сопоставление показывает, что систематическая структура чукотоморской флоры близка к таковой ряда ледовитоморских флор — Чаунской губы, Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена. Число общих семейств, входящих в список ведущих для каждой из этих флор, составляет 6, тогда как число таких семейств во флоре соседнего северо-западного побережья Берингова моря равно 4, а во флоре юго-западного — всего 3. Проведение более подробного биометрического анализа систематической структуры флоры вряд ли уместно, учитывая степень полноты сравниваемых списков и тот факт, что они основаны на локальных данных.

Ведущие роды во флоре выделить затруднительно, поскольку 3 самых многочисленных рода (5.5 %) содержат всего по 3 вида (*Acrosiphonia*, *Sphacelaria*, *Laminaria*), 8 родов (14.5 %) представлены 2 видами, остальные 44 рода (80 %) — 1 видом.

Все семейства и роды, слагающие систематическую структуру флоры Чукотского моря, характерны также и для бореальных флор. Основное различие заключается в том, что в бореальных водах эти семейства являются более многочисленными и могут занимать другие места в составе ведущих семейств за счет заметного развития других семейств, которые в Чукотском море отсутствуют или представлены отдельными видами.

Анализ качественных и количественных особенностей систематической структуры флоры позволяет прийти к заключению о том, что флора Чукотского моря более сходна с флорой других, в том числе удаленных, арктических районов, чем с флорой

ТАБЛИЦА 2

Пропорции некоторых арктических и бореальных региональных флор

Пропорции флор	Британские о-ва	Атлантическая Канада (47—60° с. ш.)	Исландия	Северная Норвегия	Земля Франца-Иосифа	Чаунская губа	Чукотское море	Северо-запад Берингова моря	Юго-запад Берингова моря
Число видов в роде	2.3	2.0	1.8	1.8	1.3	1.2	1.3	1.2	1.4
Число видов в семействе	8.2	5.4	4.6	4.2	2.0	2.0	2.0	2.0	26.0

ТАБЛИЦА 3

Сопоставление флоры Чукотского моря (69 видов) с некоторыми региональными флорами

Показатели сходства	Шпицберген (111)	Земля Франца-Иосифа (60)	Восточно-Сибирское море (63)	Северо-запад Берингова моря (74)	Юго-запад Берингова моря (87)
Сьеренсена—Чекановского	0.51	0.51	0.66	0.44	0.36
Шимкевича—Симпсона	0.65	0.50	0.68	0.46	0.40

Примечание. В скобках указано число видов во флоре.

примыкающих районов Тихого океана (табл. 3). Наибольшее сходство наблюдается с флорой Восточно-Сибирского моря (по материалам из Чаунской губы). Общими для обоих морей являются 43 вида, т. е. 63 % видов Чукотского моря и 68 % видов Восточно-Сибирского. Если принять во внимание виды, которые можно считать потенциальными для Чукотского моря, поскольку они, будучи отмеченными в Чаунской губе, распространены также в северной части Тихого океана (*Rhizoclonium implexum*, *Ralfsia fungiformis*, *Punctaria latifolia* Grev., *Audouinella efflorescens*, *Acrochaetium secundatum* (Lyngb.) Naeg., *Neoptilota asplenioides* (Turn.) Kylin), то сходство флор становится еще более очевидным. Вместе с тем флора Чукотского моря (подобно другим арктическим флорам) не обнаруживает принципиальных отличий от высокобореальных флор. Скорее всего ее можно охарактеризовать как обедненную бореальную флору, формирование которой сопровождалось отбором эврибионтных наиболее приспособленных видов. Такой отбор мог происходить как в пространстве, так и во времени, т. е., с одной стороны, в результате проникновения видов из других, бореальных, районов и, с другой — в результате выживания местных арктических видов.

По характеру широтно-зонального распространения во флоре Чукотского моря выделяются арктический, высокобореально-арктический, высокобореальный, бореально-арктический, бореальный и мультизональный географические элементы (табл. 4). Подавляющее большинство составляют виды, общие с бореальной зоной (81.6 %), собственно арктических видов менее 10 %. При этом наиболее многочисленную группу образуют бореально-арктические виды, т. е. виды, широко распространенные по всей бореальной зоне и в Арктике. К этой группе примыкает группа мультизональных видов, распространенных от Арктики до тропиков, а также группа бореальных видов, распространенных по всей бореальной зоне и заходящих в южные районы Чукотского моря. Эти 3 элемента объединяют наиболее эвритермные виды широкого зонального распространения, которые преобладают во флоре, составляя в общей сложности 56.9 % видового состава. Более стенотермный, но также связанный с бореальной зоной элемент, слагаемый высокобореальными и высокобореально-арктическими видами, составляет 33.9 %.

Такое распределение зонально-географических элементов показывает, что облик флоры определяют эвритермные виды, способные вегетировать при широком диапазоне температур. Эти виды, будучи умеренноводными по своей природе, постепенно приспособились к жизни в арктических условиях.

Провинциальные особенности чукотоморской флоры интересно рассмотреть с точки зрения связей с атлантической и тихоокеанской флорами и влияния последних на ее формирование. Под этим углом зрения был проведен хорологический анализ флоры и выделены региональные географические элементы (табл. 4).

Десятую часть флоры составляет группа широко распространенных видов, среди которых преобладают мультизональные (*Chaetomorpha tortuosa* (Dillw.) Kleen, *Ulot-*

Таблица 4

Состав географических элементов флоры Чукотского моря (по количеству видов и в процентах)

Региональные географические элементы	Зональные географические элементы						
	арктический	высокобореально-арктический	высокобореальный	бореально-арктический	бореальный	мультизональный	всего
Ледовитоморский	6(9.2)						6(9.2)
Тихоокеанско-чукотоморский			2(3.1)		6(9.2)		8(12.3)
Амфибореальный		1(1.5)		1(1.5)	5(7.7)		7(10.8)
Атлантическо-чукотоморский			2(3.1)				2(3.1)
Атлантическо-ледовитоморский		8(12.3)		1(1.5)			9(13.8)
Атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанский		9(13.8)		17(26.1)			26(40.0)
Широко распространенный				1(1.5)		6(9.2)	7(10.8)
Всего	6(9.2)	18(27.7)	4(6.2)	20(30.8)	11(16.9)	6(9.2)	65(100)

Примечание. В скобках указаны проценты.

hrix implexa (Kütz.) Kütz., *Blidingia minima* (Naeg. ex Kütz.) Kylin, *Enteromorpha prolifera*, *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm., *Hildenbrandia rubra* (Sommerf.) Menegh., *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries). Современное распространение этих видов не дает определенных свидетельств о путях и времени их проникновения в Арктику и, следовательно, о непосредственных связях обсуждаемой флоры, однако позволяет предполагать, что их происхождение связано с другими районами океана и поэтому они составляют аллохтонный элемент флоры.

Эндемичный чукотоморский элемент, так же как виды восточно-арктического распространения, отсутствует. Ледовитоморские эндемики, которые отражают общность флоры Чукотского моря с флорой Северного Ледовитого океана, составляют 9.2 % (*Rhizoclonium pachydermum* Kjellm., *Dermatocelis laminariae* Rosenv., *Laminaria solidungula* J. Ag., *Neodilsea integra* (Kjellm.) A. Zin., *Hamaescharia polygyna* Kjellm., *Polysiphonia arctica* J. Ag.). Следует отметить, что общее количество арктических эндемиков невелико и что в других региональных арктических флорах ледовитоморский элемент составляет приблизительно такую же долю (Виноградова, 1986, 1994). 3 арктических вида имеют циркумполярное распространение в Арктике. В какой-то мере можно допустить, что происхождение этих видов связано с тихоокеанскими предковыми формами. Остальные 3 вида указываются преимущественно в приатлантическом, а также в евразийском секторах, при этом 2 вида относятся к родам, в Тихом океане неизвестным.

Виды, общие с северной частью Тихого океана, в общей сложности составляют более 2/3 видового состава, однако далеко не все они могут быть отнесены к тихоокеанскому элементу флоры. К этому последнему прежде всего следует отнести группу из 8 тихоокеанских видов, которые за пределами Тихого океана отмечены

только в Чукотском море. Из них 6 видов (*Ulva fenestrata* P. et R., *Acrosiphonia duriuscula* (Rupr.) Yendo, *A. saxatilis* (Rupr.) Vinogr., *Mazzaella cornucopiae* (P. et R.) Hommers., *Ptilota filicina* J. Ag., *Pterosiphonia bipinnata* (P. et R.) Falkenb.) — эврибионтные виды, широко распространенные по всей бореальной зоне Тихого океана, 2 вида (*Laminaria bongardiana* P. et R. и *Mazzaella phyllocarpa* (P. et R.) Perest.) приурочены к районам, лежащим в пределах высокобореальной подзоны. Эти виды, будучи обычными в северной Пацифике, более редки в Чукотском море. Они, как правило, отсутствуют на американском побережье моря и отмечены в юго-западном районе до Колючинской губы. Только *Laminaria bongardiana* и *Ulva fenestrata* указываются на о-ве Врангеля. Такое распространение легко увязать с распределением водных масс. Вероятно, эти виды проникают в Чукотское море с водной массой Берингова моря, которая занимает центральный и западный районы южного сектора Чукотского моря и встречается с сибирской водной массой, препятствующей проникновению видов западнее Колючинской губы. Тихоокеанские виды, достигшие о-ва Врангеля, возможно, распространились с аляскинской водной массой. Родственные связи этих видов, тип ареала, характер распределения в Чукотском море позволяют говорить о том, что этот элемент отражает непосредственные современные связи с тихоокеанской флорой. К иммигрантам из Тихого океана следует также отнести группу из 7 видов, имеющих амфибореальное распространение (*Phaeophyla dendroides* (H. et P. Crouan) Batt., *Urospora wormskjoldii* (Mert.) Rosenv., *Gononema aecidioides* (Rosenv.) P. Pedersen, *Sphaerotrichia divaricata* (Ag.) Kylin, *Rhodophysema elegans* (H. et P. Crouan) Dixon, *Dumontia contorta* (Gmel.) Rupr., *Choreocolax polysiphoniae* Reinsch). Поскольку в основном это широкобореальные виды, отсутствующие в Арктике и имеющие сходное с предыдущей группой распространение в обсуждаемом районе, их присутствие в Чукотском море можно объяснить проникновением из Берингова моря в соответствии с распределением современных водных масс. В целом тихоокеанский элемент составляет 23.1 %. Это заметно больше, чем во флоре Восточно-Сибирского моря, что хорошо объясняется пограничным положением моря, положением экотона.

Видов, общих с видами северной Атлантики (включая и широко распространенные), несколько больше, чем видов, общих с видами северной Пацифики, в целом они составляют около 3/4 видового состава (табл. 3), что свидетельствует о более широких и более постоянных связях между арктической и североатлантической флорами. Вместе с тем роль во флоре Чукотского моря собственно атлантического элемента, т. е. атлантических вселенцев, не столь очевидна. К нему следует отнести 2 высокобореальных вида, известных до сих пор только в северной части Атлантического океана (и связанных, вероятно, с этим регионом своим происхождением) и впервые отмеченных в Арктике (*Mikrosyphar polysiphoniae* Kuck., *Sphacelaria mirabilis* (Reinke ex Batt.) Prud'homme van Reine). Судя по распространению видов и обнаружению их далеко за пределами известного ареала, Колючинскую губу можно рассматривать как рефугиум, свидетельствующий о более широком распространении видов в прошлом, однако нельзя исключить возможность того, что отсутствие их на остальном евразийском побережье отражает пробел в изученности флоры, а не особенности современного распространения. Однако в обоих случаях можно считать, что эти виды проникли в Арктику из северной Атлантики и что это свидетельствует о влиянии на чукотоморскую флору североатлантической флоры. К этим видам тесно примыкает более многочисленная группа из 9 североатлантическо-ледовитоморских видов, более обычных в Арктике, имеющих в ней циркумполярное распространение и не проникающих в Тихий океан (*Pseudopringsheimia fucicola* (Rosenv.) Wille, *Pilayella varia* Kjellm., *Pseudolithoderma rosenvingii* (Waern) Lund, *Sorapion kjellmanii* (Wille) Rosenv., *Chorda tomentosa* Lyngb., *Devaleraea ramentacea* (L.) Guiry, *Ceratocolax hartzii* Rosenv., *Ceramium arborescens* J. Ag., *Palmaria palmata*). По широтнозональной принадлежности это в основном высокобореально-арктические виды. Однозначно ответить на вопрос о центре распространения этих видов затруднительно. Возможно, некоторые из них и являются североатлантическими вселенцами, однако

с большой долей вероятности эти виды можно отнести к арктическому автохтонному элементу флоры. В соответствии с их термопатией (и отсутствием в Тихом океане) можно предположить, что они имели широкое распространение в Северном Ледовитом океане в постплиоценовое время.

Таким образом, значительное количество видов, общих с северной Атлантикой, несомненно свидетельствует о широких связях между арктической, в частности чукотоморской, и североатлантической флорами. Вместе с тем это отнюдь не означает одностороннего влияния флоры Атлантического океана на флору Арктики.

Особого внимания заслуживает самый многочисленный (40 %) атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанский элемент флоры, объединяющий широко распространенные виды, известные во всех трех океанах. В него входят наиболее характерные для арктической флоры виды, в том числе заметное количество фоновых и массовых видов. По широтно-зональной принадлежности и характеру распространения в Тихом океане они подразделяются на 2 группы. Первая группа включает в себя 9 высокобореально-арктических видов, которые обычны в высокобореальных водах северной Атлантики, представлены циркумполярно (за некоторыми исключениями) в Северном Ледовитом океане и в Тихом океане тяготеют к высокобореальным районам азиатского побережья (*Chaetomorpha melagonium* (Weber et Mohr) Kütz., *Acrosiphonia arcta*, *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke, *Sphacelaria arctica* Harv., *S. plumosa* Lyngb., *Alaria esculenta* (L.) Grev., *Harveyella mirabilis* (Reinsch) Schmitz et Reinke, *Rhodomela sibirica* A. Zin et Vinogr., *Odonthalia dentata* (L.) Lyngb.). Вторая группа из 17 бореально-арктических видов характеризуется более широким зональным распространением (*Acrochaete repens* Pringsh., *Elachista fucicola* (Velley) Aresch., *Chordaria flagelliformis* (O. Müll.) Ag., *Desmarestia viridis* (O. Müll.) Lamour., *D. aculeata*, *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Grev., *Chorda filum* (L.) Lamour., *Laminaria saccharina* (L.) Lamour., *Fucus evanescens* Ag., *Acrochaetium parvulum* (Kylin) Hoyt, *Audouinella membranacea* (Magn.) Papenf., *Phymatolithon polymorphum* (L.) Foslie, *Coccotylus truncatus* (Pallas) Wynne et Heine, *Scagelia pylaisaei* (Mont.) Wynne, *Phycodrys rubens* (L.) Batt., *Polysiphonia urceolata* (Lightf. ex Dillw.) Grev., *Rhodomela tenuissima* (Rupr.) Kjellm.). В Тихом океане эти виды доходят до южной границы бореальной зоны, но также наиболее характерны для его западного побережья.

Наличие одних и тех же или близких бореально-арктических видов в Тихом и Атлантическом океанах, как амфибореальных, так и распространенных в Арктике циркумполярно, обычно в первую очередь объясняется миграциями тихоокеанских форм в Атлантику северным путем, при этом Арктике отводится роль канала, по которому шло расселение видов. Анализ распространения, таксономического положения и родственных связей умеренно-холодноводных видов флоры Чукотского моря позволяет допустить, что центр распространения многих из них связан с Северным Ледовитым океаном, откуда они мигрировали к югу, а не наоборот. Подобное заключение было сделано в свое время на основе анализа фауны двустворчатых моллюсков (Горбунов, 1952). Более умеренно водные виды (в настоящее время распространенные широко по всей бореальной зоне), вероятно, сформировались и получили широкое распространение в Арктике не позднее плиоцена, происхождение и распространение более холодноводных видов логично увязать с более холодным плейстоценовым периодом.

В качестве ядра флоры выделена группа из 19 видов. Это наиболее часто встречающиеся, обычные для флоры виды, которые, за некоторыми исключениями, занимают доминирующее или субдоминирующее место в фитоценозах. В этой группе фоновых видов еще более, чем во всей флоре, заметно преобладание видов широкого атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанского распространения (63 %). Кроме того, в ней присутствуют 2 ледовитоморских эндемика, 2 мультизональных вида, 2 арктатлантических вида, 1 тихоокеанский вид. Географические и таксономические особенности этой группы видов позволяют допустить, что ядро флоры Чукотского моря составляют в основном эвритермные виды, сформировавшиеся в Северном Ледовитом океане в плиоценовое и плейстоценовое время.

Таким образом, флора бентосных водорослей Чукотского моря обнаруживает наибольшее сходство с региональными флорами других арктических районов и, несмотря на положение экотона и наличие заметного количества тихоокеанских видов, относится к ледовитоморской флоре. Этим подтверждается отнесение моря к Арктатлантической биогеографической области, граница которой с Тихоокеанской биогеографической областью проходит в районе Берингова пролива.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей на литорали и в сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32—44.

Виноградова К. Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 3—11.

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 27—37.

Виноградова К. Л. Некоторые особенности флоры бентосных водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1203—1206.

Виноградова К. Л. Морские водоросли Чаунской губы // Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. СПб., 1994. С. 128—144.

Виноградова К. Л. Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) бентоса Чукотского моря // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 3. С. 37—46.

Виноградова К. Л. Красные водоросли (*Rhodophyta*) Чукотского моря // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 4. С. 30—39.

Виноградова К. Л. Бурые водоросли (*Phaeophyta*) Чукотского моря // Бот. журн. 1997в. Т. 82. № 7. С. 41—51.

Горбунов Г. П. Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток Союза ССР. Т. II. Фауна и флора Чукотского моря. Л., 1952. С. 216—278.

Коучмен Л. К., Огорд К., Трипп Р. Б. Берингов пролив. Л., 1979. 199 с.

Ушаков П. В. Чукотское море и его фауна // Крайний северо-восток Союза ССР. Т. II. Фауна и флора Чукотского моря. Л., 1952. С. 5—82.

Яковлева Т. А. Список бентосных морских водорослей района острова Врангеля // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 20—22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1997

SUMMARY

Zonal and provincial peculiarities of the flora of *Chlorophyta*, *Phaeophyta* and *Rhodophyta* of the western Chukchi Sea are discussed on the basis of taxonomic and chorological analyses. The taxonomic structure of the recent flora of the Chukchi Sea is closer to those of other Arctic regions than to that of the neighbouring regions of the Pacific Ocean. The character of zonal distribution of species allows to distinguish the arctic, high-boreal-arctic, high-boreal, boreal-arctic, boreal and multizonal elements in the flora. The character of the flora is determined primarily by eurythermal species common to the boreal zone. Purely arctic species constitute less than 10 %. Great number of species common to both the North Pacific and North Atlantic bears witness to extensive links between the Arctic, North Atlantic and North Pacific floras, however, does not reflects the influence of the latter two on the former. Due to boundary geographical position of the Chukchi Sea, the proper Pacific element constitutes a pronounced share, the role of the proper Atlantic element being less important. On the whole, the character of geographical distribution and affinities of many species permit us to assign them to the autochthonous Arctic element and to admit their wide distribution in pliocene and pleistocene in the Arctic Ocean, from where they migrated southward. Despite the position of the ecotone and great number of Pacific species in the benthic flora, the Chukchi Sea belongs to the Arctic-Atlantic Biogeographical Region.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.842.3

© О. А. Гаврилова

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВА *KIGGELARIACEAE*

O. A. GAVRILOVA. PALYNOMORPHOLOGY OF THE FAMILY *KIGGELARIACEAE*

Пыльца 13 видов из 8 родов сем. *Kiggelariaceae* исследована с помощью светового и электронных микроскопов. Изученные пыльцевые зерна 3- (редко у отдельных видов 2- или 4-)-бороздно-оровые, чаще среднего размера. Борозды в основном короткие. Выделено 5 типов поверхности пыльцевых зерен: гладкий, перфорированный, сетчатый, струйчатый и бородавчатый. Сочетание различных типов скульптуры и апертур послужило основой для установления 7 морфологических типов пыльцы с 7 подтипами, однако основным диагностическим признаком в трибе является тип поверхности. Эктэкзина изученных видов является столбиковой, тектатной, с разной степенью развития столбикового слоя и надпокрова. Обсуждаются строение спородермы и возможные пути ее эволюции. Палинологическими данными подтверждается мнение А. Л. Тахтаджяна (1985) о выделении изученных родов в отдельное сем. *Kiggelariaceae* из сем. *Flacourtiaceae*.

Большое, главным образом тропическое, сем. *Flacourtiaceae* в настоящее время еще недостаточно изучено таксономически, и современные ботаники (Тахтаджян, 1987; Lemke, 1988) подтверждают необходимость пересмотра границ семейства. Флакуртиевые характеризуются весьма значительным макроморфологическим разнообразием, в том числе в строении цветка. Различные авторы либо включали одно или более небольших семейств в состав флакуртиевых, либо, наоборот, выделяли отдельные роды и трибы из этого семейства. Триба *Pangieae* O. Warburg (1894) впервые была описана в сем. *Flacourtiaceae*. В системах E. Gilg (1925) и J. Hutchinson (1967) вплоть до последней классификации D. Lemke (1988) триба оставалась в составе *Flacourtiaceae*. Согласно классификации Lemke (1988), *Pangieae* состоит из 10 родов: *Hydnocarpus* Gaertn. (40 видов) и *Ryparosa* Blume (18 видов), остальные роды или монотипные, или олиготипные (из 2 видов). Однако А. Л. Тахтаджян (1987) выделил трибу *Pangieae* в самостоятельное сем. *Kiggelariaceae* с 2 трибами: *Kiggelarieae* (монотипной) и *Pangieae* (содержащей все остальные роды). Все эти роды распространены в Юго-Восточной Азии, и только ареал рода *Kiggelaria* ограничен тропической Восточной и Южной Африкой.

Для выяснения таксономических вопросов используется также палиноморфологический метод. Ранее пыльца представителей этого семейства рассматривалась лишь с помощью светового микроскопа (Erdtman, 1952; Keating, 1973). Подробное исследование одного рода *Hydnocarpus* с использованием как светового (СМ), так и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов было проведено J. Schaeffer (1972). R. Keating (1975) изучал палиноморфологию отдельных видов флакуртиевых с помощью СЭМ и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ), однако пыльцу исследованных нами родов он не рассматривал.

Цель настоящей работы — изучение морфологии пыльцы различных родов сем. *Kiggelariaceae* на уровне СМ, СЭМ и ТЭМ, а также анализ таксономического значения палинологических признаков. Для решения этих вопросов нами были поставлены следующие задачи:

— описать многообразие строения пыльцы видов семейства;

— выявить диагностические признаки пыльцы родов и видов;

— выделить типы апертур и поверхности и обозначить (указать) возможные пути их эволюции;

— сопоставить палиноморфологические данные с системами семейства для решения таксономических вопросов.

Материал и методика

В работе использован гербарный материал коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Изучена пыльца 13 видов, относящихся к 8 родам сем. *Kiggelariaceae*.

Изучены следующие образцы.

Chlorocarpa pentaschista Alston: Ceylon, 1975, N 15640, sin coll.; *Gynocardia odorata* Roxb.: Assam, V 1891, sin coll.; *Hydnocarpus anomala* (Hew.) Sleum.: N. Borneo, 1962, sin coll.; *H. curtissii* King.: Sumatra, 1926, sin coll.; *H. laurifolia* (Dennet.) Sleum.: Burma, III 1938, N 7145, sin coll.; *Kiggelaria africana* L.: Herb. Fischer; *K. integrifolia* Jack.: 1816, N 117, sin coll.; *Pangium edule* Reinew: Brit. Solomon Islands, Santa Isabel, IV 1965, N 2657, sin coll.; *Ryparosa hullettii* King.: N. Borneo, V 1962, sin coll.; *Taractogenos gracilis* Van Slooten.: X 1932, N 4085, sin coll.; *T. scotechinii* King.: Азия, N 1169, sin coll.; *Trichadenia philippinensis* Merr.: Philippines, Rhizal Prov., Luzon, 1909, N 2649, M. Ranzoa; *T. zeilanica* Thw.: Ceylon, N 2505, sin coll.

Исследования проводили на СЭМ JSM-35. Для СМ образцы обрабатывали по стандартному ацетолизному методу (Erdtman, 1952). Для ряда видов препараты сколов пыльцы, обработанной по стандартному ацетолизному методу, были исследованы на СЭМ. Пыльцу *Gynocardia odorata*, *Kiggelaria integrifolia* и *Pangium edule* исследовали также с помощью ТЭМ. Для этого палинологический материал, извлеченный из гербарных образцов, фиксировали в 3 %-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном растворе (pH 7.4) в течение 2 сут при комнатной температуре, а затем дважды промывали в том же буфере. Постфиксировали материал в том же растворе OsO_4 в течение 12 час при тех же условиях. Далее проводили обезвоживание в серии спиртов (от 20 %-ного до абсолютного) и в абсолютном ацетоне и помещали в эпон. Полученные таким образом блоки затачивали от руки, а затем изготавливали ультратомные срезы с помощью стеклянных ножей на ультратоме «Reichert». Контрастирование срезов производили на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца. Срезы изучали на ТЭМ Tesla BS-500.

Результаты и их обсуждение

Пыльцевые зерна исследованных видов сфероидальные, редко эллипсоидальные, в очертании с полюса — округлые, с экватора — округлые, редко овальные, мелкие (10—25 мкм) или среднего (25—50 мкм) размера (табл. I, II). У всех изученных видов обнаружены сложные меридионально расположенные бороздно-оровые апертуры. Борозды разной длины, но чаще короткие (табл. 1). Пыльцевые зерна у подавляющего большинства видов 3-бороздно-оровые (табл. II, *1*, *3*, *6*, *7*), но у 2 видов наряду с ними в одних и тех же образцах встречаются также 2-бороздно-оровые (*Pangium edule* — табл. II, *5*) или 4-бороздно-оровые (*Chlorocarpa pentaschista*). Таким образом, в трибе можно выделить 2 апертурных типа:

1) 3(4)-длиннобороздно-оровые пыльцевые зерна (тип Chlorocarpa);

2) (2)3-короткобороздно-оровые пыльцевые зерна (тип Ryparosa).

Различия обнаружены также по форме и строению ор. У большинства исследованных видов оры округлые, слабо выступающие за края борозд, а у пыльцы рода *Chlorocarpa* оры неясно выражены. Пыльцевые зерна с вышеописанным строением ор можно отнести к бороздно-оровидным. У рода *Kiggelaria* оры более четкие, экваториально удлиненные.

У различных представителей сем. *Kiggelariaceae* выявлены 5 типов и 2 подтипа поверхности пыльцевых зерен (табл. 1).

1. Гладкий — тип Pangium (табл. II, *5*). Поверхность однородная, гладкая, лишь при увеличении × 20 000 обнаруживаются редкие перфорации намного менее 0.1 мкм в диам.

ТАБЛИЦА 1

Строение пыльцевых зерен исследованных видов сем. *Kiggelariaceae*

Вид	Размер пыльцы, мкм	Форма пыльцы	Число и длина борозд	Форма ор	Тип поверхности	Строение поверхности	
						форма перфораций (ячей, бородавок) и их диаметр, мкм	рельеф, расстояние между перфорациями (ячейки), мкм
Chlorocarpa pentaschista	33/25	Сфероидальная	3, реже 4, длинные	Нечеткая	Сетчатый	Неправильиая, 0.5—2.0	Гребневидный, 0.7—1.0
Gynocardia odorata	35/35	То же	3, короткие	Округлая	Разнобородавчатый	0.5—1.5 (3.2—3.5)	
Hydnocarpus anomala	28/28	» »	То же	»	Сетчатый	Неправильная, 2.0—3.5	Округлый, 1.5
H. curtissii	33/27	Эллипсоидальная	3, длинные	»	Перфорированный	Неправильная, 0.2—0.5	Гребневидный, 0.8—1.2
H. laurifolia	28/28	Сфероидальная	То же	»	То же	То же	То же
Kiggelaria africana	24/20	Эллипсоидальная	» »	Удлиненная	Струйчатый		
K. integrifolia	27/21	То же	» »	То же	То же		
Pangium edule	22—31/27	Сфероидальная	3, короткие	Округлая	Гладкий	Менее 0.1	
Ryparosa lullettii	15/16	То же	То же	»	Равнобородавчатый	0.8—1.5	
Taractogenos gracills	27/26	» »	» »	»	Сетчатый	Неправильная, 0.6—3.2	Округлый, 1.2—1.4
T. scotechinii	24/25	» »	» »	»	»	Неправильная, 0.5—3.5	Округлый, 1.2
Trichadenia philippinensis	20/20	» »	» »	»	Равнобородавчатый	0.5—1.2	
T. zeilanica	26/26	» »	» »	»	То же	1.0—2.0	

Примечание. Размеры пыльцы: полярная ось/экваториальный диаметр.

2. Перфорированный — тип Hydnocarpus (табл. III, *1*). Перфорации неправильной формы, 0.2—0.5 мкм в диам., расположены равномерно по поверхности на расстоянии 0.8—1.2 мкм. Рельеф стенок между перфорациями гребневидный.

3. Сетчатый — тип Chlorocarpa (табл. III, *4*). Ячеи неправильной формы, 0.5—3.5 мкм в диам., расположены равномерно по поверхности на расстоянии 0.7—1.5 мкм. Рельеф стенок между ячеями округлый или гребневидный.

4. Струйчатый — тип Kiggelaria (табл. III, *7*). Тонкие (0.15 мкм) струи полярно направлены, иногда переплетаются между собой.

5. Бородавчатый — делится на два подтипа.

ТАБЛИЦА 2

Особенности спородермы пыльцевых зерен некоторых исследованных видов сем. *Kiggelariaceae*

Вид	Толщина, мкм				Диаметр столбиков, мкм	Другие характеристики оболочки пыльцы
	экзины (эктэкзины/эндэкзины)	покрова (надпокрова)	столбикового слоя	подстилающего слоя		
Chlorocarpa pentaschista	1.9—2.0	0.5—0.8 (0.2—0.3)	0.8—0.9	0.3—0.4	0.5—1.0	
Gynocardia odorata	2.0—5.0 (1.8—4.8/ 0.1—0.8)	0.7—3.7 (0.5—3.5)	0.3	0.3—0.8	0.2—0.4	
Hydnocarpus anomala	2.2—3.0	0.5—1.0	0.9—1.1	0.5—0.8	0.5—0.8	Высота «свободных» столбиков 0.5—0.8 мкм
Kiggelaria integrifolia	1.2—1.5 (0.8—1.2/ 0.1—0.2)	0.3—0.5 (0.1—0.2)	0.25—0.30	0.4	0.15—0.30	Покров пронизывают микроканалы 0.06—0.20 мкм в диам.
Pangium edule	1.0—2.2 (1.0—1.9/ 1.0—0.2)	0.50—0.59	0.12—0.15	0.60—0.68	0.1—0.5	Покров пронизывают микроканалы 0.04—0.09 мкм в диам.
Ryparosa lullettii	2.0—3.0	—	—	—	—	

Примечание. «—» — нет данных.

5а. Равнобородавчатый — подтип Ryparosa (табл. III, *9*, *10*). Примерно одинаковые по размеру бородавки (у разных видов — 0.8—2.0 мкм в диам.) равномерно расположены по всей поверхности.

5б. Разнобородавчатый — подтип Gynocardia (табл. III, *12*). Бородавки разной величины, 0.5—1.5, реже 3.2—3.5 мкм в диам. «Мелкие» бородавки расположены равномерно по всей поверхности, между ними обнаруживаются «крупные» бородавки на расстоянии 4.0—7.0 мкм.

Отдельные типы орнаментации встречаются у одного или нескольких видов, и, таким образом, тип поверхности является основным диагностическим признаком пыльцы в семействе.

Спородерма киггелариевых представлена двухслойной экзиной (эктэкзина и эндэкзина) и двухслойной интиной (эксинтина и эуинтина) (табл. 2; табл. IV—VI). Толщина экзины видов с различными типами поверхности пыльцевых зерен неодинакова (табл. 2). Нами проведены многочисленные измерения экзины на мезокольпиуме; в табл. 2 представлены средние размеры слоев оболочки пыльцевых зерен для конкретных видов. У родов сем. *Kiggelariaceae* толщина экзины достигает 1.2—1.5 мкм (струйчатая поверхность — табл. III, *8*; IV, *2*; V, *1*), 1.5—2.5 (гладкая поверхность — табл. VI, *1*, *2*), 1.9—3.0 (сетчатая поверхность — табл. III, *2*, *5*), 2.0—5.0 мкм (бородавчатая поверхность — табл. III, *11*, *12*; IV, *1*, *3*). На микрофотографиях сколов оболочки пыльцы, полученных с помощью СЭМ, отделить эктэкзину от эндэкзины практически невозможно, так как последняя сливается с подстилающим слоем эктэкзины. Эктэкзина всех исследованных видов тектатная, разделенная на подстилающий слой, столбиковый слой и покров, иногда с четко выраженными надпокровными образованиями, однако соотношение этих слоев неодинаково. Так, если у микроперфорированных пыльцевых зерен, типичных для представителей

остальных триб флакуртиевых, все 3 слоя примерно равны по толщине, то пыльца с гладкой, струйчатой и бородавчатой поверхностью имеет тенденцию к укорачиванию столбикового слоя более чем в 2 раза по сравнению с подстилающим слоем или покровом, а у пыльцы с сетчатой поверхностью, напротив, увеличивается столбиковый слой. Данные о диаметре столбиков часто свидетельствуют о заполняемости столбикового слоя спорополлениновым материалом. Столбики в основном четко дифференцированы; сливаясь, они образуют покров, однако в эктэкзине *Hydnocarpus anomala* обнаруживаются «свободные» столбики (по 3—8 и до 12 на одну ячею) высотой около 1/2 длины столбиков, достигающих покрова (табл. III, *2*). «Свободные» столбики встречаются также у видов флакуртиевых с микроперфорированной поверхностью пыльцы, но не более 1 на перфорацию. Наибольшее развитие надпокровных элементов отмечается у пыльцевых зерен видов с бородавчатой скульптурой, где надпокров может превышать по толщине все другие вместе взятые слои экзины в 2—3 раза. Измерения надпокровных элементов проводились в тех случаях, когда их можно было четко выделить. У пыльцевых зерен рода *Gynocardia* практически непосредственно под бородавками обнаруживаются столбики, расположенные на расстоянии 0.2—0.3 мкм друг от друга, около подстилающего слоя столбики разделяются (т. е. 2—3 маленьких столбика в основании соединяются в больший и дальше вливаются в бородавки — табл. V, *2*). Срезы спородермы показали, что эндэкзина действительно намного тоньше эктэкзины, и лишь в области ор эти слои могут быть равны друг другу по толщине. Например, в экзине *Gynocardia odorata* в области эндоапертуры видны утолщения эндэкзины до 0.8 мкм, тогда как в остальной части оболочки пыльцевого зерна толщина эндэкзины не превышает 0.1 мкм (табл. IV, *3*). Интина в 2—5 раз тоньше, чем экзина, значительно утолщается в области апертур, особенно в области ор, причем утолщение происходит именно за счет эксинтины. Эуинтина, более гомогенная и электронно-плотная, одинаковой толщины во всех частях оболочки пыльцевого зерна.

В результате сочетания апертурных и скульптурных типов пыльцы в трибе выделены 2 морфологических типа с 7 подтипами.

Тип 1. 3(4)-длиннобороздно-оровые пыльцевые зерна (ПЗ) с перфорированной, сетчатой или струйчатой поверхностью:

а) 3-длиннобороздно-оровые ПЗ с перфорированной поверхностью — *Hydnocarpus laurifolia*, *H. curtissii*;

б) 3(4)-длиннобороздно-оровые ПЗ с сетчатой поверхностью — *Chlorocarpa pentaschista*;

в) 3-длиннобороздно-оровые ПЗ со струйчатой поверхностью — *Kiggelaria africana*, *K. integrifolia.*

Тип. 2. (2)3-короткобороздно-оровые ПЗ с гладкой, сетчатой или бородавчатой поверхностью:

а) (2)3-короткобороздно-оровые ПЗ с гладкой поверхностью — *Pangium edule*;

б) 3-короткобороздно-оровые ПЗ с сетчатой поверхностью — *Hydnocarpus anomala*, *Taractogenos gracilis*, *T. scotechinii*;

в) 3-короткобороздно-оровые ПЗ с бородавчатой поверхностью — *Gynocardia odorata*, *Ryparosa hulettii*, *Trichadenia philippinensis*, *T. zeilanica.*

Ни один из вышеописанных морфологических типов не обнаружен у представителей флакуртиевых (Гаврилова, 1993). Ранее достаточно подробно была исследована пыльца рода *Hydrocarpus* (Schaeffer, 1972). Schaeffer (1972), просмотрев на уровне СМ пыльцу ряда родов различных триб сем. *Flacourtiaceae* s. l., признавал исходным предковым палинологическим типом для *Flacourtiaceae* мелкие, 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна с мелкосетчатой скульптурой. Тип Hydnocarpus отличается более крупными размерами и в особенности более крупными ячеями в скульптуре поверхности пыльцевых зерен (исследованная нами пыльца видов *Hydnocarpus curtissii* и *H. laurifolia* соответствует этому описанию). Внутри типа Hydnocarpus отмечены следующие направления эволюции экзины: расширение ячей, появление «свободных» столбиков различного диаметра и неравномерно расположенных в эктэкзине, а далее

увеличение числа «свободных» столбиков по сравнению со столбиками, головки которых, сливаясь, образуют покров с сетчатой скульптурой. Последний тип строения эктэкзины обнаружен нами у *H. anomala.* Подразделения на палинологические подтипы внутри типа Hydnocarpus хорошо коррелируют с таксономическими делениями рода. Подобное строение пыльцевых зерен встречается у видов рода *Taractogenos*, включаемого отдельными авторами (Sleumer, 1955) в состав рода *Hydnocarpus.* Палиноморфологически к этим родам близок также род *Chlorocarpa.*

Schaeffer (1972) подчеркивал палинологическую изолированность трибы *Pangieae* в сем. *Flacourtiaceae* s. l., считая, однако, что развитие морфологических структур пыльцы идет в 2 направлениях (укорачивание борозд и увеличение размеров ячей на поверхности). Мы же выделяем еще несколько типов скульптуры и соответственно строения экзины. При исследовании струйчатой скульптуры (Kiggelaria-тип) обнаружены уменьшение толщины столбикового слоя, утолщение подстилающего слоя и покрова, образование надпокровных элементов в виде полярно расположенных струй. Сквозь покров проходят микроперфорации в местах отсутствия надпокровных элементов. Еще одним направлением является образование бородавчатой скульптуры (*Gynocardia odorata*, *Ryparosa lullettii*). Здесь происходит гигантское увеличение подстилающего слоя, а столбики очень короткие, и практически непосредственно на них расположены различного размера бородавки (надпокров). В промежутках между бородавками в покрове обнаружены микроскопические перфорации. Таким образом, мы отмечаем еще 2 направления эволюции морфологических структур, причем наиболее вероятным исходным типом является выявленный у рода *Camptostylus* Oliv. (триба *Erythrospermeae*, *Flacourtiaceae*) — 3-короткоборозднo-оровые пыльцевые зерна с микроперфорированной поверхностью, среднего размера. Т. е. палиноморфологически подтверждается линия эволюции от *Erythrospermeae* к *Pangieae* в филогенетической схеме расположения триб сем. *Flacourtiaceae* по Warburg (1894).

Только у вида *Pangium edule* обнаружена гладкая поверхность пыльцевых зерен. Строение экзины пыльцы этого вида характеризуется максимальным уменьшением толщины столбикового слоя. На микрофотографиях пыльцевых зерен (СМ) и микрофотографиях сколов пыльцевых оболочек (СЭМ) эктэкзина выглядит монолитной и ранее была описана как атектатная. Изучение пыльцы с помощью ТЭМ показало наличие слабо развитого слоя широких столбиков (табл. VI, *2*), редко встречающихся микроперфораций в покрове, мощного подстилающего слоя. Н. Р. Мейер (1980), J. Walker, J. Doyle (1975) считают более примитивной гладкую экзину со слабо выраженным столбиковым слоем, а более специализированной — с четкими столбиками, как у пыльцы *Chlorocarpa.* Далее (согласно Мейер, 1980) выделяются 2 направления эволюции эктэкзины: 1) формирование различных надпокровных элементов и, напротив, 2) редукция покрова и образование беспокровной (интектатной) эктэкзины. Таким образом, по строению эктэкзины пыльцевые зерна отдельных видов сем. *Kiggelariaceae* находятся на различных уровнях эволюции.

H. Sleumer (1975) описывал род *Kiggelaria* как монотипный. Действительно, у пыльцевых зерен *K. integrifolia* и *K. africana* практически не существует особенностей, по которым следует делить этот род. Таким образом, палинологические данные подтверждают монотипность *Kiggelaria.*

Keating (1973) отмечал, что пыльцевые зерна видов флакуртиевых типичны, согласно критериям D. Whitehead (1969), для ветроопыляемых растений. Эти критерии включают в себя продуцирование и распространение большого количества пыльцы, выставленные пыльники и рыльца пестиков, небольшой размер пыльцевых зерен, часто тонкую экзину и гладкую или слабоперфорированную поверхность пыльцы. Л. А. Куприянова (1965) указывает следующие признаки, присущие пыльцевым зернам многих не родственных между собой групп ветроопыляемых растений: образование под порами утолщений эксинтины, отсутствие выразительного орнамента и масел на поверхности пыльцевых зерен, редукция крупных апертур, образование небольших пор, наличие иногда очень тонкой интины. Однако у отдельных сережкоцветных, таких как роды *Quercus* L., *Batis* L. и др., имеются нетипичные для

ветроопыляемых видов пыльцевые зерна («эллипсоидальные, с тремя большей частью глубокими бороздами, под апертурами отсутствуют... онкоидные утолщения эксинтины» — Куприянова, 1965 : 198), что подтверждает идею о первичности насекомоопыления для покрытосеменных растений. Но в литературе данные по опылению в сем. *Flacourtiaceae* отсутствуют (Поддубная-Арнольди, 1982). A Sleumer (1980) считал, что только у нескольких родов флакуртиевых сережковидные соцветия указывают на опыление ветром, для остальных же видов вероятно опыление насекомыми. Одними из критериев насекомоопыляемых растений являются утолщенная экзина, различные надпокровные образования (Куприянова, 1965; Мейер, 1980), которые нами обнаружены у видов сем. *Kiggelariaceae.* Однако в данном случае для конкретных выводов требуются дополнительные исследования.

Как уже говорилось, Тахтаджян (1985) выделил трибу *Pangieae* в отдельное сем. *Kiggelariaceae* с двумя трибами. Для монотипной трибы *Kiggelarieae* свойственны 3-длиннобороздно-оровые пыльцевые зерна со струйчатой скульптурой, а для других родов — главным образом 3-короткобороздно-оровые с гладкой, перфорированной, сетчатой или бородавчатой поверхностью (лишь у 2 видов рода *Hydnocarpus* и монотипного рода *Chlorocarpa* борозды длинные). Таким образом, палинологически подтверждаются выделение рода *Kiggelaria* внутри *Pangieae*, а также отделение всей трибы от остальных представителей флакуртиевых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилова О. А. Типы скульптуры пыльцевых зерен и их значение для систематики семейства *Flacourtiaceae* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 45—52.

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). М., Л., 1965. 215 с.

Мейер Н. Р. Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 86—92.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 351 с.

Тахтаджян А. Л. Три новых семейства цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1691—1693.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stokholm, 1952. 539 p.

Gilg E. Flacourtiaceae // A. Engler, K. Plantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed. Leipzig, 1925. Bd 21. S. 377—457.

Hutchinson J. The genera of flowering plants (*Angiospermae*). 3rd ed. Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.

Keating R. C. Pollen morphology and relationships of the *Flacourtiaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1973. Vol. 60. N 2. P. 273—305.

Keating R. C. Trends of specialization in pollen of *Flacourtiaceae* with comparative observation of *Cochlospermaceae* and *Bixaceae* // Grana. 1975. Vol. 30. P. 29—49.

Lemke D. E. A synopsis of *Flacourtiaceae* // Aliso. 1988. Vol. 12. N 1. P. 29—43.

Schaeffer J. Pollen morphology of the genus *Hydnocarpus* (*Flacourtiaceae*) with notes on related genera // Blumea. 1972. Vol. 20. N 1. P. 65—87.

Sleumer H. O. Flacourtiaceae // C. G. G. J. van Steenis. Flora Malesiana. Bull. Djakarta. 1955. Ser. 1. Vol. 5. P. 1—106.

Sleumer H. O. Flacourtiaceae // R. H. Polhill. Flora of tropical East Africa. London, 1975. P. 1—68.

Sleumer H. O. Flacourtiaceae // Flora Neotropica. Monograph N 22. New York, 1980. 499 p.

Walker J. W., Doyle J. A. The basis of angiosperm phylogeny: palynology // Ann. Miss. Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 664—723.

Warburg O. Flacourtiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Bd 3. Pt 6. S. 377—457.

Whitehead D. R. Wind pollination in the angiosperm: evolutionary and environmental considerations // Evolution. 1969. Vol. 23. P. 28—35.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1996

SUMMARY

Pollen of 13 species from 8 genera of *Pangieae* (*Flacourtiaceae*) was examined by LM, SEM and TEM. Pollen grains are of medium size, rarely small, (2)-3-(4)-colpor(-oid-)ate. Ectexine in all species is tectate, columellate, but size of columellae and suprategillum is different. Most important palynological characters in this tribe is the type of pollen surface. The *Pangieae* is the most isolated and the most geterogeneous in the *Flacourtiaceae*. New family *Kiggelariaceae* (including two tribes, monotypic *Kiggelarieae* and *Pangieae* with other genera) was established in 1985 by A. Takhtajan. *Kiggelaria* has 3-colporate with long colpus, striate pollen; but other genera have (2)-3-(4)-colpor(-oid-)ate pollen mainly with short colpus and psilate, perforate, reticulate of verrucate surface. Thus, there is palynomorphological evidence to separate the species studied here in the family *Kiggelariaceae*.

УДК 502.75 : 582(575.4)

© Р. В. Камелин, Д. Курбанов, А. Г. Розыев

ИСЧЕЗАЮЩИЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ МЕЖДУРЕЧЬЯ ЧАНДЫРА И СУМБАРА (КОПЕТДАГ)

R. V. KAMELIN, D. KURBANOV, A. G. ROZYEV. ECTINCT AND RARE PLANTS OF TERRITORY BETWEEN RIVERS CHANDYR AND SUMBAR (KOPET DAGH)

Рассмотрсны растения междуречья Чандыра и Сумбара, относящиеся к категориям исчезающих, реликтовых, редких и эндемичных. В районе исследованнй их насчитывается около 90 видов. Описаны состояние природных популяций, степень редкости и возможности сохранения отдельных видов.

Бассейн верхнего течения рек Сумбар и Чандыр в пределах Туркменистана — один из наиболее интересных по флоре и растительности участков Копетдага. Уточнение границ Юго-Западного Копетдага позволяет нам считать, что в пределах всего Юго-Западнокопетдагского округа Копетдаг-Хорасанской провинции (его границы очерчены в монографии Д. Курбанова, 1992), включая и иранскую территорию, произрастает около 1300 видов, а на той территории, которая представляет округ в Туркменистане, произрастает примерно 1200 видов. Из них 420 видов не заходят на территорию Северо-Западного Копетдага и более 370 видов Северо-Западного Копетдага не представлены в бассейне рек Сумбар и Чандыр. Таким образом, междуречье Сумбара и Чандыра очень резко отличается по флоре даже от ближайших, более аридных гор. На небольшой территории округа в связи с относительно более благоприятными климатическими условиями (почти средиземноморский режим распределения тепла и влаги, практически постоянные вегетационные зимы, большие суммы осадков по сравнению с остальными регионами Копетдага) и исключительной пестротой ландшафтов развиты исключительно своеобразный комплекс растительности пестроцветных толщ и кое-где сохранившиеся настоящие тугаи, фрагменты низкотравных полусаванн, богатейший в Средней Азии шибляк (преимущественно дериваты восточносредиземноморских ксерофильных лесов, редколесий и кустарников), фрагменты пойменных лесов (дериватов чернолесья), арчевники, горные степи и трагакантники. Правда, далеко не всегда мы можем здесь отличить собственно естественные ценозы от антропогенных. Бассейн рек Сумбар и Чандыр принадлежит к числу территорий, освоенных человеком на ранних этапах земледельческой культуры. И ныне эта территория постоянно подвергается усиленному антропогенному влиянию, прежде всего как пастбищное угодье. Культурные поливные земли (особенно по рекам Сумбар и Чандыр) также все более расширяются.

Между тем только на туркменской части округа встречаются около 40 эндемичных и столько же субэндемичных недостаточно изученных видов. Здесь сосредоточен ценнейший генофонд многих сородичей культурных растений.

Немаловажно и то, что флора округа в целом очень своеобразно представляет флору Копетдаг-Хорасанской провинции Переднеазиатской области Древнего Средиземья (Камелин, 1970, 1973; Тахтаджян, 1978; Курбанов, 1992).

Все вышеизложенное побудило нас в краткой форме дать новые сведения о наиболее ценных растениях, подлежащих охране в междуречье Чандыра и Сумбара (Юго-Западный Копетдаг). Категории качественной (экспертной) оценки редких

растений, подлежащих охране, применяемые в настоящем сообщении, приняты те же, что и в предыдущих работах (Камелин, Курбанов, 1985, 1987; Курбанов, 1991; Kurbanov, 1994), но в связи со своеобразием состава флоры региона они несколько дифференцированы. Внутри основных категорий, в сущности соответствующих шкале категорий Международного союза охраны природы (IUCN, в русской транскрипции — МСОП), выделены отдельные разделы, обозначенные буквенной рубрикацией.

I. Виды, находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения из мировой флоры, дальнейшее существование которых невозможно без специальной охраны (Endangered).

А. Эндемики Юго-Западного Копетдага (local endemics).

Виды рода Alcea. На территории Юго-Западного Копетдага встречается 7 видов рода *Alcea*, причем 5 из них описаны из Юго-Западного Копетдага и эндемичны (или почти эндемичны) для этого района. Широко распространенный копетдаг-хорасанско-горносреднеазиатский *A. rhyticarpa* (Trautv.) Iljin с лиловато-(сиреневато-)темно-розовыми или лиловато-темно-красными цветками нередко растет в низкогорьях района. Почти эндемичный (заходящий, видимо, на территорию пограничного Ирана и кое-где встречающийся в Северо-Западном Копетдаге) *A. sycophylla* Iljin et V. V. Nikit. с желтыми цветками, родственный желтоцветковым закавказско-североиранским видам, в Юго-Западном Копетдаге растет преимущественно в среднегорных массивах (реже в низкогорьях) Сюнт-Хасардагской гряды до Кеседага, Дешта, Карула, иногда в значительных количествах. Остальные виды, видимо, произошли в результате древней гибридизации вышеназванных видов. Из них белоцветковый вид *A. angulata* (Freyn) Freyn et Sint. ex Iljin — эндемичный для Юго-Западного Копетдага и прилегающих территорий Северо-Западного Копетдага и Ирана — пожалуй, наиболее обычный вид в нашем районе. *A. antoninae* Iljin с бледно-желтыми цветками, возникший, по-видимому, в результате гибридизации *A. sycophylla* и *A. angulata*, встречается нечасто в среднегорьях верхнего Чандыра, Сумбара (Айдере) и в Центральном Копетдаге (очень редко). Два других хорошо различающихся вида с желтыми цветками — *Alcea turcomanica* Iljin и *A. popovii* Iljin — известны только из верховьев р. Чандыр, главным образом из ущелья Кураты. *A. turcomanica* с густо бархатистыми и почти цельными листьями встречается в шибляке небольшими зарослями, а *A. popovii* — по-видимому, очень немногочисленными экземплярами. Ни состояние популяций этих видов, ни возобновление их не изучено, равно как и взаимоотношения с *A. angulata* и *A. antoninae*. Между тем в молодом состоянии виды *Alcea* хорошо поедаются животными (и страдают от выпаса). Необходимо поэтому детальное изучение этих видов в природе и в культуре (где следовало бы иметь и достаточно многочисленную популяцию обоих видов). В Юго-Западном Копетдаге (особенно в горах Нарли) следует поискать редчайший (известный по одному сбору) розоцветковый вид *A. karakalensis* Freyn, описанный из Сонгудага и пока считающийся эндемиком Северо-Западного Копетдага.

Atropa komarovii Blin. et Shal. Реликтовый, редкий западнокопетдагский вид. В районе исследований встречается по берегам горных речек, среди древесно-кустарниковой растительности (обычно в тени деревьев). Основные заросли красавки Комарова находятся в ущельях Хозлы, Каранки, Тазетапылан. Вид сильно страдает от выпаса скота, хорошо возобновляется семенами. Вид занесен в «Красную книгу СССР» и Туркменистана. Ценное лекарственное растение. Интродуцирован в Центральном ботаническом саду (ЦБС) АН Туркменистана.

Epipactis turcomanica K. Pop. et Neshataeva. Юго-западнокопетдагский узколокальный (айдеринский) вид. Очень редок, известен пока из немногих пунктов в

ущелье Айдере, где обитает на сырых местах, по берегу горной речки, в ценозах древесно-кустарниковой растительности. Вид страдает от весенних селевых потоков, а также от усиленного выпаса скота. Необходимы поиск новых местонахождений и срочное изучение биологии вида, а также его ареала в пределах Юго-Западного Копетдага. Ценное декоративное растение.

Orchis fedtschenkoi Czerniak. Узколокальный юго-западнокопетдагский эндемичный вид. В районе исследований известен из урочищ Тутлыбиль, Батынгядык, Кундальян, во всех этих пунктах встречается редко. Найден также к западу от хр. Палызан, где занимает увлажненные юго-западные склоны и растет в дернинах с *Dactylis glomerata* L. Сильно страдает от выпаса скота. Ценное декоративное растение; впервые интродуцировано в 1995 г. в ЦБС АН Туркменистана.

Origanum kopetdaghense Boriss. Юго-западнокопетдагский локальный эндемик. Весьма редок, встречается только в урочище Чохагач, где предпочитает заросли древесно-кустарниковой растительности на мелкоземисто-щебнистых склонах гор. Пока известен только по одному пункту. Ценное эфирно-масличное растение.

Mandragora turcomanica Mizg. Реликтовый и исчезающий вид, ареал которого весьма ограничен. Всего несколько десятков экземпляров насчитывается на южных каменистых склонах в зарослях держи-дерева в ущельях Шевлан, Дагданлы, Екечинар, Алтыбай, Хозлы, Сюнт, Чохагач, Сарымсакли на высоте 600 м над ур. м.

Аридизация климата, начавшаяся в Копетдаге еще в плиоцене, несомненно скорректировала время наступления и продолжительность ксеротермической летней паузы мандрагоры. Судя по ее способностям к существованию в мезофитных условиях, приспособление это, вероятно, весьма древнее, возникшее в период формирования рода в целом и вида в частности.

По-видимому, *M. turcomanica* возник еще в миоцене, когда в Западном Копетдаге происходили климатические и геологические события, приведшие к резкому изменению состояния флоры и растительности в целом. Именно последующая за миоценом геологическая обстановка в Западном Копетдаге дает основание считать ареал *M. turconamica* первичным. Неоднократные трансгрессии Каспийского моря, происходившие в плиоцене и в четвертичное время, не достигали гипсометрического уровня местообитаний *M. turcomanica* и целого ряда миоценовых реликтов. По-видимому, ныне существующий небольшой участок естественного ареала *M. turcomanica* в Юго-Западном Копетдаге остался рефугиумом для этого вида. Однако последующие многочисленные трансгрессии Понто-Каспийского и Черноморского бассейнов отделили современный ареал *M. turcomanica* от общего ареала рода в целом в Средиземье. Поэтому можно полагать, что обособление *M. turcomanica* началось еще в нижнем плиоцене, когда происходили основные геологические и климатические изменения в Западном Копетдаге. *M. turcomanica* ныне сильно страдает от выпаса скота, а также от вырубки древесно-кустарниковой растительности, под пологом которой растет. Ценное лекарственное растение. Включено в Красные книги МСОП, СССР и Туркменистана. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана.

Stelleropsis turcomanica (Czerniak.) Pobed. Западнокопетдагский редкий эндемичный вид. В районе исследований отмечен только на хр. Палызан. Это самое западное местонахождение *S. turcomanica*. Здесь он встречается очень редко и предпочитает осыпно-щебнистые, каменистые склоны в полосе развития арчевников. Насчитывает здесь несколько десятков экземпляров. Сильно страдает от выпаса скота и вырубки на топливо вместе с другими кустарниками. Ценное декоративное растение. Заслуживает включения в новое издание «Красной книги Туркменистана».

Vicia fedtschenkoana V. V. Nikit. Западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид, известный из урочища Кесейола, вблизи Сайвана и Дешта. Здесь числен-

ность вида небольшая, всего несколько десятков экземпляров. На этом участке вид в основном встречается по северным каменистым склонам. По всему ареалу сильно страдает от выпаса скота и заготовки сена. Ценное кормовое растение.

Inula decurrens M. Pop. Западнокопетдагский вид с весьма узким ареалом. Пока известен из ущелья Гюен, где обитает среди древесно-кустарниковой растительности. На этом участке численность вида небольшая. Необходим поиск новых местонахождений в других частях Юго-Западного Копетдага.

Jurinea bobrovii Iljin. Юго-западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид, известный только из хр. Хасардаг. Здесь он встречается в полосе развития степной растительности. Существует за счет влаги, содержащейся в дернинах многолетних злаков. На этом участке он весьма редок. Местообитание вида входит в охраняемую зону Сюнт-Хасардагского государственного заповедника. Заслуживает включения в «Красную книгу Туркменистана».

Crataegus androssovii Essenova et Kerimova. Редкий, узколокальный юго-западнокопетдагский эндемик, известный из урочища Караагач. Растет среди деревьев и кустарников, сильно страдает от их вырубки. Ценное плодово-ягодное растение. Как редчайший вид флоры Туркменистана заслуживает включения в списки «Красной книги Туркменистана». Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана.

Crataegus nikitinii Essenova. Юго-западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид. Приурочен к зарослям деревьев и кустарников, в урочищах Бяшгектар, Соутли, Конегумбез, Куруждей, где встречается на высоте от 1200 до 1500 м над ур. м. Страдает от вырубки на топливо, а также от выпаса скота. Ценное декоративное и плодово-ягодное растение. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана.

Б. Виды, потенциально уязвимые вследствие чрезвычайно узкого распространения и особой стенотопности в своих экстремально малых ареалах.

Cynosurus turcomanicus Proskurjakova. Узколокальный, редкий эндемичный вид Юго-Западного Копетдага. В районе исследований отмечен только в урочищах Чаканкала, Палызан, Чендир, Дойрон, в полосе развития группировок шибляка. Ценное кормовое растение.

Eremurus kopetdaghensis M. Pop. et B. Fedtsch. Редкий, исчезающий западнокопетдагский вид, сокращающийся в численности. Как в Северо-Западном Копетдаге, так и в районе исследования *E. kopetdaghensis* предпочитает исключительно выходы пестроцветных пород. Найден на северных глинистых склонах в нижней террасе р. Сумбар (Курбанов, 1991), где насчитывается не более двух десятков угнетенных экземпляров. Страдает от выпаса скота. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана. Семенная всхожесть в условиях культуры в Ашхабаде высокая. Декоративное растение.

Eremurus stenophyllus (Boiss. et Buhse) Baker. Южнопамироалайско-копетдагский вид. В районе исследований проходит западная граница ареала. В Юго-Западном Копетдаге вид встречается в нижней террасе р. Сумбар, где растет на выходах пестроцветных пород, в полосе развития полынно-солянковых сообществ. Численность вида небольшая. Страдает от выпаса скота.

Ценное декоративное растение. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана. В условиях Ашхабада возобновляемость хорошая.

Allium transvestiens Vved. Западнокопетдагский реликтовый вид, известный из окр. урочища Пархай, где занимает выходы пестроцветных пород. Здесь он весьма

редок. Численность вида с каждым годом уменьшается из-за слабой возобновляемости его семенами и выпаса скота. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана с посевом семян и посадкой луковиц. Представляет интерес как декоративное и пищевое растение. Необходимо включение в новое издание «Красной книги Туркменистана».

Allium dictyoscordum Vved. Узколокальный эндемичный вид, известный лишь из урочищ Терсакан, Пархай. Предпочитает выходы пестроцветных глин, встречается в группировках шибляка. Страдает от эрозии горных склонов и выпаса скота. Необходимы срочное изучение биологии вида и интродукция в ЦБС АН Туркменистана.

Allium helicophyllum Vved. Редкий реликтовый вид. В районе исследований отмечен только в урочищах Терсакан и «Свиноферма». Растет только на выходах пестроцветных глин. Сильно страдает от выпаса скота. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана.

Ungernia spiralis Proskorjakov. Узколокальный эндемик Западного Копетдага. Распространен на эродированных склонах низкогорий, в урочищах Бахча, Чандыр, Гюен, Аккая, Шихбедер, в группировках шибляка, полусаванн, а также в нижней полосе развития арчевников. В настоящее время род *Ungernia* Bunge насчитывает 9 видов, главным образом распространенных от Ирана до Западного Тянь-Шаня. По всему ареалу виды этого рода представлены узколокальными эндемичными расами. Кроме *U. spiralis* в Туркменистане встречаются еще 3 вида, и все они являются узколокальными эндемичными растениями. Среди них только *U. trisphaera* Bunge имеет более широкий ареал: от Центрального Копетдага до Бадхыза и Карабиля. Недавно описанный В. П. Бочанцевым (1984) вид *U. badghysi* Botsch. распространен лишь в Бадхызе между урочищами Кепеле и Акарчешме. И наконец, *U. victoris* Vved. ex Artijushenko имеет изолированный узкий ареал только в урочище Ходжафилата и в Кугитангтау. В районе исследований на всех участках *U. spiralis* страдает от выпаса скота. Ценное декоративное и лекарственное растение. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана. В условиях Ашхабада выращен из семян и из луковиц.

Dactylorhiza flavescens (C. Koch) Holub. Весьма редкое в районе исследований растение. В Юго-Западном Копетдаге встречается в небольшом числе экземпляров среди древесно-кустарниковой растительности на хр. Сюнт. Предпочитает сырые горные лужайки. Восточнее *D. flavescens* растет на более высоких хребтах Копетдага — в урочищах Капаклы, Караул, Арваз, Нохур. Повсюду в Копетдаге *D. flavescens* сильно страдает от выпаса скота и вытаптывания. Часть ареала находится в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского и Копетдагского заповедников. Ценное декоративное растение.

В. Виды, потенциально уязвимые вследствие чрезвычайно ограниченного распространения в пределах Туркменистана.

Ophioglossum vulgatum L. Редкое на территории Туркменистана растение. Известно одно местонахождение в урочище Иолдере, где встречается в небольшом количестве экземпляров в зарослях древесно-кустарниковой растительности по влажному берегу вдоль ручейка. Страдает от выпаса скота. Местонахождение *O. vulgatum* находится в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника. Ценное декоративное растение. Необходимы поиск новых местонахождений и интродукция его в ЦБС АН Туркменистана.

Asplenium adiantum-nigrum L. Весьма редкое на территории Туркменистана растение. В районе исследований отмечен только у выхода родника Мезетли. Экземпляры его здесь малочисленны. Вид исчезает из-за нарушения местообитания, поэтому местонахождение *A. adiantum-nigrum* необходимо взять под охрану и подчинить его

охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника. Ценное декоративное и лекарственное растение.

Cleistogenes serotina (L.) Keng. Восточносредиземноморский вид, заходящий на территорию Туркменистана только в Юго-Западном Копетдаге. В районе исследований *C. serotina* известен из урочища Иолдере, где растет в ценозах шибляка и полусаванн. Предпочитает открытые каменисто-щебнистые склоны гор. Хотя местонахождение вида находится в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника, он сильно страдает от выпаса скота.

Allium convallaroides Grossh. Закавказско-западнокопетдагский вид, заходящий на территорию Средней Азии только в Юго-Западном Копетдаге. Встречается в нескольких пунктах на южной стороне Сюнт-Хасардагского хребта, где обитает на мелкоземистых щебнистых склонах. Предпочитает ценозы шибляка. Основные заросли *A. convallaroides* находятся в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника. Исключительно ценное декоративное растение. Заслуживает включения в «Красную книгу Туркменистана».

Allium paradoxum (Bieb.) G. Don fil. Закавказско-западнокопетдагский вид, в районе исследований находится на восточной границе ареала. Произрастает на мелкоземистых влажных склонах, в тени деревьев и кустарников, небольшими куртинами. В период вегетации и цветения усиленно собирается местным населением в качестве пищевого продукта под названием «дере соган». Сборы ведутся повсюду, несмотря на то что часть ареала вида находится в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника. Необходимы срочные меры по запрету всяких сборов *A. paradoxum*. Ценное декоративное и пищевое растение. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана.

Sternbergia lutea (L.) Spreng. Восточносредиземноморский реликтовый исчезающий вид, находящийся в районе исследований на восточной границе ареала. Распространен в урочищах Исак, Пархай и на южных склонах по всей Сюнт-Хасардагской гряде. Повсюду *S. lutea* занимает каменистые склоны, местами образует небольшие куртины. В период цветения из-за своих высоких декоративных качеств постоянно собирается цветоводами-любителями, поэтому численность вида из года в год сокращается. Интродуцирован в ЦБС АН Туркменистана. Ценное декоративное и лекарственное растение.

Anacamptis pyramidalis (L.) Rich. Очень редкий вид, известен только из урочища Гюен. Поиски его в других частях Юго-Западного Копетдага никаких результатов не дали, поэтому необходим поиск его новых местонахождений в урочище Гюен и в прилегающих к нему соседних ущельях Юго-Западного Копетдага, а также в приграничных горных хребтах Ирана.

Listera ovata (L.) R. Br. Голарктический вид, но на территории Туркменистана известен пока только из ущелья Иолдере. Растет на влажных берегах речки с постоянным водотоком; на этом участке насчитывается всего несколько экземпляров. Хотя местонахождение вида находится в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника, он все же заслуживает включения в новое издание «Красной книги Туркменистана». Именно в урочище Иолдере он подвергается селевой эрозии и вытаптыванию.

Ophrys transhyrcana Czerniak. Редкое западнокопетдагское растение, встречающееся в небольшом числе экземпляров в двух урочищах Западного Копетдага (Сюнт и Алтыдере), где растет в ценозах шибляка. Основные местонахождения вида находятся в охраняемой зоне Сюнт-Хасардагского заповедника, поэтому пока угрозы уменьшения численности не существует.

Papaver ocellatum Woronow. Редкий иранский вид. В районе исследований известен только из Чандыро-Сумбарского водораздела. На этом участке он занимает лессовые склоны в нижней полосе развития древесно-кустарниковой растительности. Пока очень редок, поэтому нужно срочно изучить биологию и ареал вида в Юго-Западном Копетдаге.

Mespilus germanica L. Исчезающий и реликтовый закавказско-копетдагский вид, заходящий на территорию Средней Азии только в Юго-Западном Копетдаге. До недавнего времени дикорастущая мушмула была известна только по р. Чандыр, причем число экземпляров было весьма ничтожно. Проведенные исследования по поиску новых местонахождений *M. germanica* никаких результатов не дали. По-видимому, вид исчез из состава флоры Западного Копетдага. Вид представляет серьезный научный и практический интерес. Необходимо продолжение поиска новых местонахождений в Юго-Западном Копетдаге.

Astragalus unilocularis R. Kam. et Pachom. Узколокальный эндемичный вид, произрастает на хр. Большой Балхан (только в урочище Джебел) и в Юго-Западном Копетдаге, в ущелье Сарытикен. На всем протяжении ареала предпочитает мелкоземисто-щебнистые склоны низкогорий. Редчайшее растение, страдает от выпаса скота.

Cleome turkmena Bobr. Узколокальный эндемичный вид Западного Копетдага. Распространен от долины р. Сумбар до гор Малые Балханы. В районе исследований отмечен в урочищах Пархай, Чандыр, в Терсаканской долине. Во всех местонахождениях произрастает преимущественно на выходах пестроцветных пород, в группировках полынно-солянковой растительности низкогорий. Во всех урочищах встречен в значительном количестве. Популяции *C. turkmena* сильно страдают от выпаса скота и эрозии склонов гор. Первые опыты по интродукции в ЦБС АН Туркменистана были безуспешными.

Tanacetopsis kjurendaghi Kurbanov. Узколокальный кюрендагский эндемичный вид, заходящий в район исследований в нижнем течении р. Сумбар, недалеко от местечка Терсакан. Здесь он встречается на выходах пестроцветных глин, в полосе развития полынно-солянковой растительности. Пока вид весьма редок и заслуживает включения в «Красную книгу Туркменистана». Ценное эфирно-масличное растение.

Streptoloma sumbarense (Lypsky) Botsch. Юго-западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид. В районе исследований встречен только в долине р. Сумбар, растет по берегам реки. Сильно страдает от смыва местообитаний селевыми потоками, а также от выпаса скота. Необходимы срочное изучение ареала вида в пределах Юго-Западного Копетдага и по возможности сбор семенного материала для интродукции.

Trigonella turkmena M. Pop. Юго-западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид. В пределах района исследований — весьма редкое растение. Сильно страдает от выпаса скота. Природные популяции возобновляются слабо. Ценное кормовое растение.

Astragalus karakalensis Freyn et Sint. Узколокальный эндемик Юго-Западного Копетдага. Известен из урочищ Иолдере, Сюнт, Хасардаг. Предпочитает щебнисто-каменистые склоны гор. Страдает от эрозии горных склонов. Вид заслуживает включения в списки редких видов «Красной книги Туркменистана».

Pyrus turcomanica Maleev. Юго-западнокопетдагский узколокальный эндемичный вид. Распространен в урочищах Карагач, Айдере, Мираджи, Мустафадере, где входит в состав древесно-кустарниковой растительности гор и низкогорий. Страдает от

вырубки деревьев и кустарников на топливо. Вид представляет серьезный интерес для селекции плодово-ягодных растений.

Nepeta sintenisii Bornm. Редкий на территории Копетдага вид, известный только в урочище Иолдере. Страдает от выпаса скота и смыва горных склонов. Численность вида небольшая. Ценное эфирно-масличное растение.

Salvia linczevskii Kudr. Узколокальный юго-западнокопетдагский эндемичный вид. Известен из урочищ Тямилсай, Ходжаэкен, Палызан. Во всех урочищах предпочитает лессовые склоны гор. Страдает от сенокоса. Ценное эфирно-масличное и декоративное растение.

Calendula karakalensis Vass. Узколокальное эндемичное растение, известное пока из окр. Гаррыгала, в урочищах Пархай, Дойрон в полосе развития шибляка и полынно-солянковой растительности. Ценное лекарственное растение. Новый вид для флоры Северо-Западного Копетдага. В районе исследований обнаружен на нижней террасе р. Сумбар, где он предпочитает выходы пестроцветных глин. Сильно страдает от выпаса скота и эрозии горных склонов.

Помимо вышеперечисленных видов следует привести целый ряд видов редких диких сородичей культурных растений, которые представляют значительный интерес для селекционно-генетических исследований, но просматриваются коллекторами. Часть из них подробно изучена многими авторами (Попов, 1929; Коровин, 1961; Камелин, 1965, 1967, 1970; Никитин, Клюшкин, 1971; Никитин и др., 1978; Камелин, Курбанов, 1985, 1987; Курбанов, 1991), поэтому мы их не освещаем в нашей работе. Это *Aegilops ovata* L., *Amygdalus communis* L., *Ficus carica* L., *Juglans regia* L., *Pistacia vera* L., *Cerasus blinovskii* Totschilina, *Punica granatum* L., *Rhus coriaria* L., *Vitis sylvestris* C. C. Gmel., *V. vinifera* L., *V. spontanea*, *Vitex agnus-castus*, *Ziziphus jujuba* Mill.

Многие редкие растения имеют ценные пищевые и лекарственные качества. К ним относятся: *Allium paradoxum*, *Gundelia turnefortii* L., *Salvia viridis* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Callicephalus nitens* (Bieb.) C. A. Mey., *Corydalis aitchisonii* M. Pop., *Crucianella sintenisii* Bornm., *Glaucium oxylobum* Boiss. et Buhse, *Jasminum fruticans* L., *Lonicera floribunda* Boiss. et Buhse, *Sambucus ebulus* L., *Viola suavis* Bieb.

Кроме того, среди редких и исчезающих растений междуречья Чандыра и Сумбара встречается целый ряд деревьев и кустарников: *Acer turcomanicum* Pojark., *Amygdalus scoparia* Spach, *Euonymus velutina* Fisch. et C. A. Mey., *Ephedra aurantiaca* Takht. et Pachom., *E. wedenskyi* Pachom., *Platanus orientalis* L., *Salix medwedewii* Dode и др.

Prunus spinosa L. Редчайшее в Туркменистане растение, ареал которого ограничен ущельем Керкаудере. Численность вида небольшая, всего два десятка экземпляров. Слабо плодоносит. Предпочитает заросли древесно-кустарниковой растительности. В последние годы страдает от вырубки наряду с другими деревьями и кустарниками. Ценное плодовое растение, представляет интерес для селекции.

Sorbus graeca (Spach) Lodd. ex Schauer. Очень редкое растение. В районе исследований отмечено только на хр. Хасардаг. Страдает от выпаса скота и вырубки деревьев и кустарников. Численность вида очень ограниченна. Возобновляется слабо.

Coronilla varia L. Редчайший в Туркменистане вид. Известен только в ущелье Айдере. Предпочитает заросли кустарников на сухих склонах гор. Страдает от вырубки кустарников.

Lactuca rosularia Boiss. Иранский дизъюнктивный вид, в районе исследований найден в урочище «Свиноферма» в количестве не более 10 экземпляров. Здесь он встречается на выходах красноцветных глин. Страдает от выпаса скота.

Cephalorrhynchus brassicifolius (Boiss.) Tuisl. Редчайший иранский вид, в низовьях р. Сумбар находится на северных пределах своего ареала (Бочанцев, Курбанов, 1982).

Таким образом, в междуречье Чантыра и Сумбара сосредоточено значительное число редких, исчезающих, а также эндемичных видов. Растения, выделенные нами в категориях А и Б, должны быть включены в новое издание «Красной книги Туркменистана», а такие растения, как *Mandragora turcomanica*, *Atropa komarovii*, *Epipactis turcomanica*, *Crataegus androssovii*, *C. nikitinii*, *Orchis fedtschenkoi*, *Stelleropsis turcomanica*, *Vicia fedtschenkoana*, *Streptoloma sumbarense*, *Listera ovata*, *Dactylorhiza flavescens*, *Cerasus blinovskii* и др., — в «Красную книгу» МСОП.

Сосредоточение здесь такого количества видов, подлежащих охране в государственных масштабах, позволяет нам предложить некоторые меры, наиболее целесообразные для сохранения всего комплекса природной среды одного из уникальных районов Туркменистана. Лучшей формой охраны многих редких и исчезающих видов может быть система заповедных территорий.

1. Необходимо переподчинить всю территорию междуречья Чандыра и Сумбара (особенно те участки, флора и растительиость которых подвергаются усилениой деградации: хребты и низкогорья, прилегающие к урочищу Аккая; окр. урочища Шихбедер; ущелья Тямильсай, Ходжаэкен; сложенные пестроцветами хребты от пос. Комсомол до местечка Терсакан) Сюнт-Хасардагскому заповеднику. На последнем участке сохранился уникальиый комплекс тугайной растнтельности, именно на этом участке происходит усиленная вырубка деревьев и кустарииков.

2. Следует также выделить на этом участке, а также на хр. Палызан, в окр. с. Шихбедер, в урочищах Тямильсай и Ходжаэкен ботанические заказиики со специальным режимом использования. В этих урочищах нужно будет регулировать режимы пастьбы и водопоя скота. Это позволит сохранить уникальные орхидные н целый ряд редчайших и исчезающих растений.

3. Необходимо провести опыты по культивированию в условиях Ашхабада таких видов, как *Alcea popovii*, *A. turcomanica*, *A. rhyticarpa*, *A. sycophylla*, *A. angulata*, *Atropa komarovii*, *Epipactis turcomanica*, *Orchis fedtschenkoi*, *Origanum kopetdaghense*, *Mandragora turcomanica*, *Stelleropsis turcomanica*, *Allium dictoscordum*, *Dactylorhiza flavescens*, *Streptoloma sumbarense*, *Listera ovata*, *Ophrys transhyrcana*, *Sorbus graeca*, *Coronilla varia* и др., и дальнейшему шнрокому распространенню семенного и посадочного материалов, получениых в условиях культуры.

Основное количество реликтовых, редких, исчезающих и эндемичных растений междуречья Чандыра и Сумбара сосредоточено в нижнем и среднем поясах гор. Эти виды достаточно хорошо обособлены на ограниченной территории. Часть видов имеет дизъюнктивные иранские, восточносредиземноморские, туранские, копетдагскне ареалы. По-видимому, формирование, развитие и становление этих видов в районе исследования произошли в течение нескольких геологических эпох начиная от палеогена, и они развивались автохтонно в рефугиумах Юго-Западного Копетдага, преимущественно в мезофильных условиях.

Обилие в районе столь большого количества реликтовых, редких, исчезающих и эндемичных растений лишний раз подтверждает древний возраст флоры этой страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Новый вид *Ungernia* из Бадхыза // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 544.

Бочанцев В. П., Курбанов Дж. *Cephalorrhynchus brassicifolius* (*Asteraceae*) — новый вид для флоры СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 997.

Камелин Р. В. О родовом эндемизме флоры Средней Азии // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1702—1710.

Камелин Р. В. О некоторых замечательных аномалиях во флоре Горной Среднеазиатской провинции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 4. С. 447—460.

Камелин Р. В. Ботанико-географические особенности флоры советского Копетдага // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1451—1463.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Камелин Р. В., Курбанов Дж. Исчезающие и редкие растения Северо-Западного Копетдага (Кюрендага) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 397—408.

Камелин Р. В., Курбанов Дж. О некоторых исчезающих и редких растениях западных низкогорий Туркмении // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 397—403.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент. 1961. Кн. 1. 452 с.; кн. 2. 549 с.

Курбанов Дж. Новые данные о некоторых исчезающих и редких растениях Северо-Западного Копетдага // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1017—1019.
Курбанов Дж. Анализ флоры Северо-Западного Копетдага. Ашхабад, 1992. 248 с.
Никитин В. В., Клюшкин Е. А. О редких, ценных и эндемичных видах флоры Туркмении. Сообщение 2 // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1971. № 5. С. 3—5.
Никитин В. В., Мурадов К. М., Клюшкин Е. А. Эндемичные и редкие виды флоры Туркменистана // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1978. № 4. С. 11—25.
Попов М. Г. Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии // Тр. по прикл. бот. и селекции растений. Л., 1929. Т. 22. Вып. 3. С. 241—294.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
Kurbanov D. Flora of Kopetdagh // Biogeography and ecology of Turkmenistan. Boston, 1994. P. 105—128.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники с Центральным
ботаническим садом АН Туркмеиистана
Ашхабад

Получено 7 VIII 1997

SUMMARY

The condition of natural populations, rarity degree and chances of preservation of 90 endangered, relict or endemic species are described.

УДК 581.9 (575.32)

© С. С. Иконников

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ДОЛИНЫ РЕКИ ЧЕЧЕКТЫ (ПАМИР)

S. S. IKONNIKOV. ANALYSIS OF THE FLORA OF THE CHECHEKTY RIVER VALLEY (PAMIR)

Проанализирована высокогорная флора долины р. Чечекты на Памире. Изложена история гербарных сборов за последние 100 лет. Общий список флоры содержит 374 вида, 175 родов и 39 семейств высших растений. Показано их распределение по высотным поясам и условиям местообитаний. Отмечены доминанты растительных сообществ, заносные и интродуцируемые растения. При пересмотре флоры выявлен новый для территории бывшего СССР вид *Acantholimon kaschgaricum* и предложена новая комбинация *Ciminalis clarkei*. Отмечены особенности флористического спектра, ведущих родов, эндемиков, географических связей, жизненных форм и своеобразие истории флоры.

Долина р. Чечекты расположена целиком в зоне высокогорий на северном склоне хр. Музкол в бассейне р. Акбайтал, правого притока р. Мургаб, на Памире на высотах 3800—6000 м над ур. м. В этой долине расположен стационар Памирского биологического института АН Таджикистана (бывшая Памирская биологическая станция). Здесь представлены 3 пояса высокогорной растительности (Ладыгина, 1977): пустынный, подушечниково-степной и лугово-подушечный.

Долина р. Чечекты удобна как объект для исследования конкретной высокогорной флоры, где на небольшой площади (около 10 тыс. га) представлено около половины флоры Памира и около половины его эндемиков.

Впервые сборы растений в долине р. Чечекты, находившейся на караванном пути из Алайской долины на пост Памирский (ныне райцентр Мургаб), были сделаны коллектором памирских растений П. С. Назаровым в 1892 г. Сборы были обработаны и опубликованы Б. А. Федченко (1900); это первая публикация по памирским растениям в русской литературе (Иконников, 1997).

Позднее здесь с караванами проходили и собирали растения О. А. и Б. А. Федченко, Ф. Н. Алексеенко и ряд других ботаников. Эти коллекции послужили одной из основ для «Флоры Памира» О. А. Федченко (1903).

С 1946 по 1976 г. флора и растительность долины р. Чечекты были детально обследованы сотрудниками Памирской биологической станции И. А. Райковой, К. В. Станюковичем, Т. Н. Кишковским, С. С. Иконниковым, Г. Н. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой, А. П. Стешенко, М. К. Халиковым и др. Был собран большой гербарный материал (около 10 тыс. листов), хранящийся главным образом в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург), Ботанического института АН Таджикистана (Душанбе) и Памирского биологического института АН Таджикистана (г. Хорог и пос. Чечекты). Коллекции растений этих лет позволили выявить состав флоры Памира (Иконников, 1963, 1991) и дали материал для предлагаемой ниже работы. Те же материалы были использованы при издании многотомной «Флоры Таджикской ССР» (1957—1991).

Памир (и относящаяся к нему долина р. Чечекты) входит в состав Тибетской высокогорной провинции Центрально-Азиатской подобласти Афро-Азиатской пустынной области (Лавренко, 1965), является флористически бедным регионом и содержит, по нашим данным, 63 семейства, 267 родов и 744 вида высших растений (Иконников, 1963, 1982, 1988, 1989). Флора долины р. Чечекты (далее — флора

ТАБЛИЦА 1

Состав флоры Чечекты

Семейство	Род	Вид	Семейство	Род	Вид
Athyriaceae	1	1	*Fabaceae*	4	29
Ephedraceae	1	2	*Geraniaceae*	2	3
Poaceae	21	56	*Zygophyllaceae*	1	2
Cyperaceae	5	15	*Nitrariaceae*	1	1
Juncaceae	1	2	*Malvaceae*	1	1
Liliaceae	2	4	*Tamaricaceae*	1	1
Alliaceae	1	3	*Violaceae*	1	2
Iridaceae	1	1	*Apiaceae*	4	4
Salicaceae	1	3	*Primulaceae*	3	9
Polygonaceae	6	8	*Limoniaceae*	1	3
Chenopodiaceae	9	17	*Gentianaceae*	7	12
Caryophyllaceae	9	14	*Boraginaceae*	7	15
Ranunculaceae	8	14	*Lamiaceae*	4	5
Papaveraceae	2	2	*Scrophulariaceae*	5	12
Fumariaceae	2	3	*Plantaginaceae*	1	3
Brassicaceae	31	44	*Rubiaceae*	1	4
Crassulaceae	1	5	*Caprifoliaceae*	1	1
Saxifragaceae	1	4	*Valerianaceae*	1	1
Parnassiaceae	1	1	*Asteraceae*	18	53
Rosaceae	7	14			
			Всего	175	374

Чечекты) насчитывает 39 семейств, 175 родов и 374 вида (табл. 1), что составляет около половины флоры Памира. Данная таблица составлена на основе критического пересмотра обширного гербарного материала, собранного по долине р. Чечекты за более чем столетний период. Было просмотрено более 15 тыс. гербарных листов, в том числе многие из личных коллекций автора за 1953—1976 гг.

Следуя поясной схеме Г. М. Ладыгиной (1977), для долины р. Чечекты выделены 3 пояса и предложены основные растительные формации внутри них (см. также табл. 2).

I. Пояс высокогорных пустынь и степей (3800—4100 м над ур. м.), где господствуют пустынные сообщества (Krascheninnikovieta ceratoidis, Artemisieta rhodanthae) вместе со степными (Stipeta glareosae, S. orientalis, Oxytropideta chiliophyllae, Allieta polyphylli).

II. Пояс высокогорных степей и подушечников (4100—4400 м над ур. м.), в котором преобладают сообщества степных формаций (Hordeta turkestanici, Poeta litvinovianae, Artemisieta santolinifoliae) и подушечниковых (Acantholimoneta diapensioidis, Potentilleta pamiroalaicae).

III. Пояс высокогорных подушечников и лугов (4400—4850 м над ур. м.), в котором подушечники представлены сообществами Oxytropideta incanescens, Potentilleta pamiricae, Sibbaldieta tetrandrae, Cryanthemeta tibeticae, а луга — сообществами Cariceta melananthae, C. pseudofoetidae, Primuleta macrophyllae.[1]

Кроме того, особо отмечены доминанты растительных сообществ (табл. 2).

Наибольшее разнообразие доминантов отмечено в типично высокогорных подушечниках, где есть представители 7 семейств. Больше всего доминантов в составе осыпной (12 видов) и подушечниковой (10 видов) растительности, а также среди степной (9 видов) и луговой (9 видов).

[1] Более подробно ознакомиться с растительными сообществами Памира (и Чечекты) можно в работе К. В. Станюковича (1949).

ТАБЛИЦА 2

Доминанты растительных сообществ долины реки Чечекты

Тип растительности и доминанты	Пояс	Семейство
Высокогорные пустыни		
Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst.	I—II	*Chenopodiaceae*
Artemisia rhodantha Rupr.	II	*Asteraceae*
A. skorniakowii C. Winkl.	I	»
Высокогорные степи		
Hordeum turkestanicum Nevski	II	*Poaceae*
Stipa glareosa P. Smirn.	I	»
S. orientalis Trin.	I—II	»
Poa litvinoviana Ovcz.	I	»
Carex alexeenkoana Litv.	III	*Cyperaceae*
C. stenocarba Turcz. ex V. Krecz.	III	»
Oxytropis chiliophylla Royle	I	*Fabaceae*
Allium polyphyllum Kar. et Kir.	I	*Alliaceae*
Artemisia santolinifolia (Pamp.) Turcz. ex Krasch.	II	*Asteraceae*
Саванноиды		
Achnatherum splendens (Trin.) Nevski	I	*Poaceae*
Leymus pubescens (O. Fedtsch.) Ikonn.	I	»
Carex dimorphotheca Stschegl.	I	*Cyperaceae*
Подушечники		
Gypsophila capituliflora Rupr.	I	*Caryophyllaceae*
Smelowskia pectinata (Bunge) Veliczkin	III	*Brassicaceae*
Potentilla pamirica Th. Wolf	III	*Rosaceae*
P. pamiroalaica Juz.	II	»
Sibbaldia tetrandra Bunge	II—III	»
Hedysarum minjanensis Rech. f.	II	*Fabaceae*
Oxytropis incanescens Freyn	II	»
Acantholimon diapensioides Boiss.	II	*Limoniaceae*
Dracocephalum paulsenii Briq.	II—III	*Lamiaceae*
Cryanthemum tibeticum (Hook. f. et Thoms.) R. Kam.	III	*Asteraceae*
Высокогорные луга		
Calamagrostis anthoxanthoides (Munro) Regel	III	*Poaceae*
Festuca coelestis (St.-Yves) V. Krecz. et Bobr.	II	»
Paracolpodium leucolepis (Nevski) Tzvel.	III	»
Carex melanantha C. A. Mey.	III	*Cyperaceae*
C. orbicularis Boott	II—III	»
C. pseudophoetida Kük.	II—III	»
Kobresia capilliformis Ivanova	III	»
Oxytropis hirsutiuscula Freyn	I	*Fabaceae*
Primula macrophylla D. Don	III	*Primulaceae*
Галечниковая растительность		
Farinopsis salessoviana (Steph.) Chrtek et Soják	I	*Rosaceae*
Artemisia kuschakewiczii C. Winkl.	I	*Asteraceae*
Youngia flexuosa (Ledeb.) Ledeb.	I	»

Тип растительности и доминанты	Пояс	Семейство
Осыпная растительность		
Draba korshinskyi (O. Fedtsch.) Pohle	III	*Brassicaceae*
Oreoblastus flabellatus (Regel) Suslova	III	»
Rhodiola heterodonta (Hook. f. et Thoms.) Boriss.	II	*Crassulaceae*
Dasiphora dryadanthoides Juz.	II—III	*Rosaceae*
Oxytropis platonychia Bunge	III	*Fabaceae*
Nepeta longibracteata Benth.	III	*Lamiaceae*
Ajania gracilis (Hook. f.) Poljak.	I	*Asteraceae*
Artemisia pamirica C. Winkl.	II	»
A. rutifolia Steph. ex Spreng.	II	»
Pyrethrum pyrethroides (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. ex Krasch.	II—III	»
Saussurea glacialis Herd.	III	»
Waldheimia glabra (Decne.) Regel	III	»

Всего 49 видов из 13 семейств

Примечание. Пояса: I — высокогорные пустыни, II — высокогорные степи и подушечники, III — высокогорные подушечники и луга.

Наиболее богата растительность во II и III поясах, где она представлена 20 формациями растений в каждом. Более беден нижний пояс высокогорных пустынь и степей с 15 различными формациями.

Анализируя флору Чечекты, следует сразу отметить, что около 15 % флоры (52 вида) являются заносными растениями (Райкова, 1953), а около 1 % (5 видов) интродуцированы (Иконников, 1970б). Эти виды не учитывались при анализе флоры Чечекты. Интродуцируемые растения представлены 3 видами ив (*Salix coesia* Vill., *S. pycnostachya* Anderss., *S. schugnanica* Goercz), ирисом *Cryptobasis loczyi* (Kanitz) Ikonn. и геранью *Geranium pamiricum* Ikonn. (Иконников, 1970б). На зеленую массу на Памире удается культивировать только ячмень *Hordeum vulgare* L. (Нигматуллин, 1968).

При пересмотре флоры Чечекты был выявлен новый таксон для территории бывшего СССР и Республики Таджикистан. Это *Acantholimon kaschgaricum* Lincz. (Линчевский, 1980: 209), собранный нами в пос. Чечекты: северный склон горы Мукор, на выс. 4100 м над ур. м., каменистое дно бокового сая, 3 VII 1960, № 11017 (хранится на Памирской биостанции).

Сделана новая комбинация в сем. *Gentianaceae*.

Ciminalis clarkei (Kusn.) Ikonn. comb. nov. — *Gentiana clarkei* Kuzn. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 15, 3: 415; Иконн. 1963, Опред. раст. Памира: 280. — *Gentiana pygmaea* C. B. Clarke, 1885, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 4: 411, non Regel et Schmalh. 1882.

Тип: West Tibet. Karakorum, Nubra; Thomson (K).

Рассмотрим распределение видов флоры Чечекты по высотным поясам. Основная масса видов сосредоточена в нижней высотной ступени, в поясе высокогорных пустынь — более 50 % (206 видов). В средней ступени, среди подушечников и степей, произрастает около 1/3 флоры (149 видов), а в верхней ступени, на лугах и высокогорных подушечниках, — менее 20 % флоры (72 вида).

По флористическому спектру (табл. 3) флора Чечекты очень близка к общепамирской (Иконников, 1991), только роль семейств *Chenopodiaceae*, *Boraginaceae*, *Ranunculaceae* и *Rosaceae* более значительна.

Крупнейшие роды флоры Чечекты (табл. 4) входят в состав семейств флористического спектра. Причем такие роды, как *Astragalus*, *Artemisia*, *Lappula*, *Potentilla*,

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства флоры Чечекты

Семейство	Число родов	Число видов	Доля от общего числа видов, %	Семейство	Число родов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Poaceae	21	56	14.9	*Boraginaceae*	7	15	4.3
Asteraceae	18	53	14.2	*Cyperaceae*	5	15	4.3
Brassicaceae	31	44	11.7	*Caryophyllaceae*	9	14	3.7
Fabaceae	4	29	7.7	*Ranunculaceae*	8	14	3.7
Chenopodiaceae	9	17	4.5	*Rosaceae*	7	14	3.7

ТАБЛИЦА 4

Крупнейшие роды флоры Чечекты

Род и семейство	Число видов	Доля от общего числа видов, %	Род и семейство	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Astragalus L. (*Fabaceae*)	15	4.0	*Potentilla* L. (*Rosaceae*)	8	2.1
Taraxacum Wigg. (*Asteraceae*)	15	4.0	*Lappula* Moench (*Boraginaceae*)	6	1.6
Artemisia L. (*Asteraceae*)	11	3.0	*Pedicularis* L. (*Scrophulariaceae*)	6	1.6
Oxytropis DC. (*Fabaceae*)	11	3.0	*Puccinellia* Parl. (*Poaceae*)	6	1.6
Poa L. (*Poaceae*)	11	3.0	*Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*)	6	1.6
Carex L. (*Cyperaceae*)	9	2.4	Всего	104	27.8

Poa, характерны для области Древнего Средиземья (Овчинников и др., 1972), а роды *Ranunculus*, *Puccinellia*, *Pedicularis*, *Oxytropis* — для бореальной флоры.

По местообитаниям виды распределяются следующим образом: больше всего — луговых, меньше — петрофитных. Еще меньше произрастает на местообитаниях, близких к плакорным (в пустынях, подушечниках, степях), и совсем мало — на песчаных участках.

Анализ географических связей флоры Чечекты (табл. 5) убедительно показывает, что основную массу видов флоры Чечекты составляют центральноазиатские виды (173 вида, или 54 % флоры). Наиболее типичные для Средней Азии виды ирано-туранского типа ареалов менее характерны для флоры Памира (а также Чечекты) и составляют всего около 1/3 флоры (33.4 %). Другие типы ареалов[2] представлены еще беднее: евразиатский, американо-евразиатский и плюризональный насчитывают все вместе всего 38 видов, или 12.4 % флоры.

Следует обратить внимание на эндемичную, памирскую, группу ареалов. Несмотря на суровые условия высокогорий Памира, во флоре Чечекты нами зарегистрировано 25 эндемичных памирских видов (табл. 6), относящихся к 8 семействам и 14 родам. Это составляет около половины всех эндемиков Памира. Наиболее богато представлены эндемики в полиморфных семействах: *Asteraceae* (7 видов), *Poaceae* и *Fabaceae*

[2] Классификация ареалов, использованная в настоящей работе, была разработана нами ранее (Иконников, 1961, 1963, 1979, 1991).

ТАБЛИЦА 5

Географический анализ флоры Чечекты

Ареал	Число видов	Доля от общего числа видов, %
I. Центральноазиатский тип ареалов	**173**	**54.0**
А. Центральноазиатский класс ареалов	*157*	*49.1*
1. Памирская (эндемичная) группа ареалов	25	8.2
2. Бадахшанско-памирская » »	11	3.6
3. Центральнотяньшанско-памирская » »	18	5.7
4. Алайско-памирская » »	5	1.8
5. Тибетско-памирская » »	4	1.4
6. Джунгаро-кашгаро-памирская » »	2	0.7
7. Центральноазиатская » »	92	28.7
Б. Джунгаро-тяньшанский класс ареалов	*16*	*5.1*
1. Сибирско-центральноазиатская группа ареалов	13	4.2
2. Алтайско-тяньшанско-памирская » »	3	0.9
II. Ирано-тураиский тип ареалов	**106**	**33.4**
А. Туркестанский класс ареалов	*63*	*20.2*
1. Бадахшанская группа ареалов	7	2.2
2. Гиссародарвазская » »	7	2.2
3. Западнотяньшанско-гиссародарвазская » »	1	0.3
4. Восточнотуркестанская » »	17	5.6
5. Сибиро-туркестанская » »	7	2.2
6. Алайско-туркестанская » »	2	0.7
7. Центральнотяньшанско-турксстанская » »	12	4.0
8. Ирано-туркестанская » »	5	1.5
9. Туркестанская » »	5	1.5
Б. Иранский класс ареалов	*11*	*3.6*
1. Восточноиранская группа ареалов	7	2.2
2. Иранская » »	4	1.4
В. Пригималайский класс ареалов	*32*	*9.6*
1. Ирано-пригималайская группа ареалов	2	0.6
2. Пригималайская » »	30	9.0
III. Евразиатский тип ареалов	**19**	**6.0**
А. Азиатский класс ареалов	*13*	*4.2*
Б. Евразийский класс ареалов	*6*	*1.8*
IV. Американо-евразийский тип ареалов	**15**	**5.0**
А. Арктоальпийский класс ареалов	*11*	*3.6*
Б. Североамерикано-евразийский класс ареалов	*4*	*1.4*
V. Плюризональный тип ареалов	**4**	**1.4**
Всего	317	100

Примечание. В таблице учтены данные по видам естественной флоры, без заносных и интродуцируемых растений.

ТАБЛИЦА 6

Памирские эндемики во флоре Чечекты

Семейство	Вид	Пояс	Тип растительности
Poaceae	*Poa dispansa* Ovcz.	I	вс
	P. ovczinnikovii Ikonn.	II—III	о
	P. tremuloides Litv. ex Ovcz.	I—II	вс
	Puccinellia glauca (Regel) V. Krecz.	I	вл
Chenopodiaceae	*Atriplex pamirica* Iljin	I	вп
	Chenopodium pamiricum Iljin	I	»
Ranunculaceae	*Ranunculus krasnovii* Ovcz.	I	вл
	R. subrigescens Ovcz.	II	»
Brassicaceae	*Braya pamirica* (Korsh.) O. Fedtsch.	I—III	вп
	Calymmatium draboides (Korsh.) O. E. Schulz	I—II	вс
	Desideria pamirica Suslova	II—III	о
Rosaceae	*Dasiphora dryadanthoides* Juz.	I—III	»
	Potentilla malocotricha Juz.	I—II	вс
Fabaceae	*Astragalus chadjanensis* Franch.	I	вл
	A. djilgensis Franch.	I—II	вс
	A. pamirensis Franch.	I—II	»
	Oxytropis incanescens Freyn	I—III	п
Nitrariaceae	*Nitraria pamirica* V. Vassil.	I—II	вп
Asteraceae	*Artemisia kuschakewiczii* C. Winkl	I	г
	A. skorniakowii C. Winkl.	I	вп
	Taraxacum ikonnikovii Schischk.	I	вс
	T. murgabicum Vainberg	I—II	вп
	T. nikolai Vainberg	I—II	»
	T. pamiricum Schischk.	I—II	вс
	T. raikoviae Vainberg	I	»

Примечание. Растительность: вл — высокогорно-луговая, вп — высокогорно-пустынная, вс — высокогорно-степная, о — осыпная, п — подушечниковая.

(по 4 вида). Основная масса их относится к молодым образованиям, неоэндемикам — *Poa dispansa*, *P. tremuloides*, виды рода *Taraxacum* и др. (Иконников, 1970а). Но есть и палеоэндемики: кустарники *Nitraria pamirica* и *Dasiphora dryadanthoides*, многолетние травянистые растения *Ranunculus krasnovii*, *Potentilla malocotricha*, *Oxytropis incanescens* и др.

Памирские эндемики флоры Чечекты приурочены к нижнему высокогорному поясу пустынь и степей, меньше их встречается в среднем поясе степей и подушечников, и лишь иногда они заходят в верхний высокогорный пояс подушечников и лугов.

Жизненные формы растений Памира достаточно разнообразны и хорошо представлены во флоре Чечекты (табл. 7).

Здесь 5 типов жизненных форм (Серебряков, 1962): кустарники, кустарнички, полукустарнички, поликарпические и монокарпические травы. Из них 3/4 приходится на поликарпические травы (233 вида). Среди последних наибольшее количество стержнекорневых (около 1/4 флоры) и дерновинных плотнокустовых (около 15 % флоры) растений. Очень мало (всего 7 видов) эфемероидов (луковичных растений из семейств *Liliaceae* и *Alliaceae*) и эфемеров (однолетников — около 7 % флоры, или 23 вида). Наиболее интересна группа эфемеров — характерный элемент области

ТАБЛИЦА 7

Состав жизненных форм растений долины реки Чечекты

Жизненные формы	Число видов
I. Кустарники	**7**
а) настоящие	4
б) стелющиеся	3
II. Полукустарнички	**15**
III. Поликарпические травы	**233**
1. Несуккулентного типа	223
А. Длительновегетирующие	184
а) стержнекорневые	50
б) кистекорневые	21
в) дерновинные плотнокустовые	52
г) дерновинные рыхлокустовые	47
д) корневищные	13
е) клубневые	4
ж) луковичные	3
Б. Коротковегетирующие	38
а) стержнекорневые	6
б) кистекорневые	5
в) дерновинные плотнокустовые	7
г) дерновинные рыхлокустовые	5
д) корневищные	11
е) луковичные	4
2. Суккулентного типа	10
А. Длительновегетирующие	10
а) стержнекорневые	10
IV. Монокарпические травы	**58**
А. Длительновегетирующие	28
а) двулетники	7
б) однолетники (одно-двулетники)	21
Б. Коротковегетирующие	30
а) двулетники	3
б) однолетники (эфемеры)	23
в) суккулентные	4
Всего	317

Древнего Средиземья (Овчинников и др., 1972). Во флоре Чечекты наиболее богато они представлены в семействах *Chenopodiaceae* (10 видов — *Atriplex centralasiatica* Iljin, *A. pamirica* Iljin, *A. schugnanica* Iljin, *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *Chenopodium pamiricum* Iljin, *Halogeton glomeratus* C. A. Mey., *Microgynoecium tibeticum* Hook. f., *Salsola paulseni* Litv., *S. tragus* L., *Suaeda olufsenii* Pauls.) и *Scrophulariaceae* (*Pedicularis ludwigii* Regel, *Veronica biloba* L., *V. rubrifolia* Boiss.). Отметим, что на Памире, во флоре Чечекты, эфемеров значительно меньше, чем в Бадахшане, где их 217 видов, или 13.2 % флоры (Наврузшоев, 1995).

Очень бедно представлены кустарники (7 видов). Из них всего 4 настоящих кустарника (*Salix pycnostachya*, *Farinopsis salesoviana*, *Myricaria prostrata* Royle, *Nitraria pamirica* (Иконников, 1983, 1987)) и 3 стелющихся (*Ephedra regeliana* Florin,

Dasiphora dryadanthoides и *Lonicera semenovii* Regel). Всего 4 кустарничка растений-подушек: *Acantholimon diapensioides*, *A. hedinii* Ostenf., *A. kaschgaricum* Lincz., *Sibbaldia tetrandra*. Своеобразие жизненных форм флоры Чечекты отражает особенности флоры Памира: очень незначительное участие кустарников и кустарничков, ничтожное участие эфемеров при ведущей роли многолетних травянистых растений.

Современная флора Чечекты развивалась на фоне формирования рельефа и изменений климата. Тектонические процессы в плиоцене и в последующие эпохи четвертичного периода способствовали периодическому развитию оледенений, изменению циркуляции атмосферы, общему похолоданию и аридизации климата. Нарастающая аридизация сопровождалась периодическими колебаниями, вызванными чередованием ледниковых эпох, которые способствовали существенным изменениям состава флоры (Иконников, 1979).

Первое четвертичное оледенение предрешило судьбу лесной флоры, и к середине плейстоцена леса уступили место травянистой растительности (Пахомов, 1976). Из оставшихся спутников лесной флоры можно отметить лишь *Salix pycnostachya* и *Myricaria prostrata*, которые сохранились в наиболее благоприятных условиях снегового покрова на высотах 4100 м над ур. м. Из древних засухо- и солеустойчивых кустарников следует упомянуть *Nitraria pamirica* — древнелиторальный элемент (Рачковская, 1993). Богаче представлены ксерофильные травянистые и полукустарничковые растения (*Pyrethrum pyrethroides*, *Geranium saxatile* Kar. et Kir., *Nepeta pamirensis* Franch., *Kobresia capilliformis*, *Artemisia rhodantha* и др.). Ряд видов-реликтов сохранился в трещинах скал (*Artemisia rutifolia*, *A. santolinifolia* (Ладыгина, 1970), *Valeriana fedtschenkoi* Coincy, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Clematis pamiroalaica* Grey-Wilson, *Rubia tibetica* Hook. f. и др.).

В плейстоцене, по-видимому, сформировался подушечниковый тип растительности (*Oxytropis incanescens*, *Acantholimon diapensioides*, *Sibbaldia tetrandra*, *Potentilla pamiroalaica*, *Cryanthemum tibeticum* и др.).

В нивальной приледниковой зоне возникли специфические петрофитные сообщества с *Oxytropis platonychia*, *Nepeta longibracteata*, *Waldheimia glabra*, *Saussurea glacialis* и др.

Суммируя данные по истории флоры Чечекты, мы видим, что она гетерогенна. Ее реликтовые элементы представлены немногими видами, которые сохранились чаще всего на осыпях и скалах. С другой стороны, четко выявилось, что современная флора представлена различным набором видов в каждом высотном поясе: в нижнем — пустынным, в среднем — степно-подушечным, а в верхнем — осыпно-луговым.

Таким образом, конкретная высокогорная флора Чечекты отражает основные моменты памирской флоры по набору семейств, родов, видов, флористическому спектру, составу эндемиков, набору жизненных форм, своеобразным географическим связям и истории флоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Состав и особенности флоры Памира // Изв. отд. с/х и биол. наук. 1961. Вып. 1(4). С. 43—53.

Иконников С. С. Определитель растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с.

Иконников С. С. Дополнение к флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. 1970а. Т. 6. С. 260—272.

Иконников С. С. Питомник флоры высокогорий Памира // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970б. С. 160—168.

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. 400 с.

Иконников С. С. Новое дополнение к флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 189—196.

Иконников С. С. Заметки по флоре Памира и Бадахшана // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 187—195.

Иконников С. С. Заметки по флоре Памира и Бадахшана, 2 // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 227—231.

Иконников С. С. Заметки по флоре Памира и Бадахшана, 3 // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 178—182.

Иконников С. С. Заметки о видах флоры Памира и Бадахшана, 4 // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 179—183.

Иконников С. С. Флора Бадахшана и Памира: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 71 с.

Иконников С. С. История исследования флоры Горного Бадахшана (Памир) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 121—125.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 3—15.

Ладыгина Г. М. О генезисе полыней Горного Бадахшана // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970. С. 60—67.

Ладыгина Г. М. Вертикальное распределение растительности Восточного Памира // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 69—83.

Линчевский И. А. Заметки о *Limoniaceae*, 5 // Нов. сист. высш. раст. 1980. Т. 17. С. 208—211.

Наврузшоев Д. Эфемеры и эфемероиды Западного Памира и их роль в формировании флоры и растительности реки Бартанг // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 4—18.

Нигматуллин Ф. Г. Принципы и методы селекции ячменей в условиях высокогорий Памира. Душанбе, 1968. 211 с.

Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т., Калеткина Н. Г. Растительность Памиро-Алая. Душанбе, 1972. 49 с.

Пахомов М. М. Палеогеографическое и флористическое единство области Древнего Средиземья // Палинология СССР. М., 1976. С. 112—116.

Райкова И. А. Сорные растения, вредители и болезни растений на полях Восточного Памира и их происхождение. Ташкент, 1953. 80 с. (Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 41, биол. науки, кн. 14).

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 135 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. М., 1949. 159 с. (Зап. Геогр. о-ва. Нов. сер. Т. 10).

Федченко Б. А. Материал для флоры Памира и Алайского хребта // Землеведение. 1900. Кн. 1. Приложение. С. 1—10.

Федченко О. А. Флора Памира. Собственные исследования 1901 г. и свод предыдущих // Тр. Петерб. бот. сада. 1903. Т. 21. Вып. 3. С. 233—493.

Флора Таджикской ССР. Л., 1957—1991. Т. 1—10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 XI 1996

SUMMARY

The high mountain flora of the river Chechekty valley (Pamir) in analysed. The history of herbarium collection for 100 years is presented. Critical list of the flora consists of 39 families, 175 genera and 374 species of higher plants. Their distribution is shown according to altitudinal belts and habitat conditions; dominants of plant communities, adventive, introduced and endemic plants are recorded. Peculiarities of floristic spectrum, the main genera, endemics, geographical relations, life forms and originality of the flora are noted.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 (571.63) : 551.510.4

© И. М. Родникова, И. Ф. Скирина, Н. К. Христофорова

ОЦЕНКА ВОЗДУШНОЙ СРЕДЫ В ЛАЗОВСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) МЕТОДАМИ ЛИХЕНОИНДИКАЦИИ

I. M. RODNIKOVA, I. F. SKIRINA, N. K. KHRISTOFOROVA. EVALUATION OF AIR IN THE LASOVSKY RESERVE (PRIMORSKY REGION) BY LICHENOINDICATION METHODS

С помощью методов лихеноиндикации проведена оценка состояния приземного воздуха в Лазовском заповеднике (Приморский край). Использованы качественные подходы (определение видового состава, морфофункционального состояния лишайников), расчетный метод (определение индекса политолерантности) и химико-аналитический метод (определение содержания тяжелых металлов в двух видах лишайников).

Для оценки состояния различных сред жизни (воды, воздуха, почвы) наиболее перспективными можно считать методы биоиндикации, поскольку прямое измерение параметров состояния сред с помощью химических и физических методов малоэффективно и экономически невыгодно (Израэль, 1979; Рамад, 1981, и др.).

Лихеноиндикация позволяет комплексно подойти к оценке качества приземного воздуха:

1) среди лишайников имеются чувствительные виды, исчезающие уже при небольшом загрязнении;

2) некоторые виды лишайников появляются при повышенном содержании в воздухе определенных веществ;

3) лишайники из группы устойчивых к антропогенным воздействиям видов накапливают в своих слоевищах различные химические элементы и таким образом свидетельствуют о загрязнении среды этими элементами;

4) при характеристике качества воздуха применяют визуальную морфологическую оценку для определения наличия или отсутствия разрушений талломов;

5) при лихеноиндикации используют отклик на условия среды не только отдельных видов, но и целых лишайниковых сообществ, что позволяет делать более объективные выводы (Баденкова и др., 1981; Скирина,1984; Скирина, Качур, 1988).

В настоящее время методы лихеноиндикации широко используются как в нашей стране, так и за рубежом (Stringer, Stringer, 1974; Мартин, 1978; Пярн и др., 1982; Miszalski, 1984; Шуканов и др., 1986; Herzig et al., 1989; Бязров, 1991, и др.).

Цель работы — определить состояние приземного воздуха с помощью методов лихеноиндикации.

Работа выполнена по заказу Лазовского заповедника. Этот заповедник находится на юге Приморского края и выделяется среди других охраняемых природных территорий своими сравнительно большими размерами, разнообразием ландшафтов и богатством флоры и фауны. Однако у него нет буферной зоны: прилегающие к границам заповедника земли находятся в хозяйственном использовании. Поэтому важно иметь представление о степени антропогенного воздействия на заповедник, а также знать о путях и источниках поступления загрязняющих веществ (в частности, тяжелых металлов), доставляемых из промышленных зон.

Материал и методика

Всего в Лазовском заповеднике было заложено 12 пробных участков с учетом физико-географических условий и влияния антропогенных факторов (см. рисунок).

Заложенные пробные участки являются для заповедника реперными станциями, своеобразными точками нулевого отсчета. При дальнейшем экологическом мониторинге они позволят выявить тенденции в изменении состояния воздуха.

При описании пробных участков использовали стандартную методику (Шапиро, 1991). На каждом пробном участке выбирали 1—2 площадки размером 20 × 20 м. На каждой площадке описывали лишайники с 4—5 деревьев доминирующей породы и приблизительно одного возраста, на высоте ствола 1.3 и 0.3 м на стороне с наибольшим покрытием лишайниками.

Для изучения состояния приземного воздуха использовали только эпифитные лишайники, так как именно их жизнедеятельность определяется состоянием воздушной среды.

В работе применено несколько методов лихеноиндикации. Прежде всего определяли видовое разнообразие и морфофункциональное состояние лишайников. Кроме того, использовали расчетный метод определения индекса политолерантности (*ИП*) как для отдельных видов, так и для всего сообщества. Индекс политолерантности вычисляли по формуле

$$ИП = \sum_{i=1}^{n} \frac{a_i \cdot c_i}{C_n},$$

где n — число видов на площадке, a_i — класс политолерантности вида, c_i — покрытие площадки i-тым видом, C_n — суммарное покрытие видами.

Для оценки принадлежности видов лишайников к классам политолерантности мы попытались, используя методику и данные эстонских лихенологов (Трасс, 1985), составить соответствующие таблицы для условий юга Дальнего Востока с учетом экологической амплитуды каждого вида.

При определении индексов политолерантности мы использовали следующий подход. Для оценки выносливости видов к загрязнению атмосферного воздуха принято выделять 10 классов политолерантности — от I (для видов, растущих в естественных ландшафтах и не переносящих даже самых незначительных концентраций загрязняющих веществ) до X (для видов, способных к существованию в сильно загрязненных условиях) (Трасс, 1985).

Индексы *ИП* рассчитывали для каждой площадки, на основе этого рассчитали средние значения для каждого пробного участка.

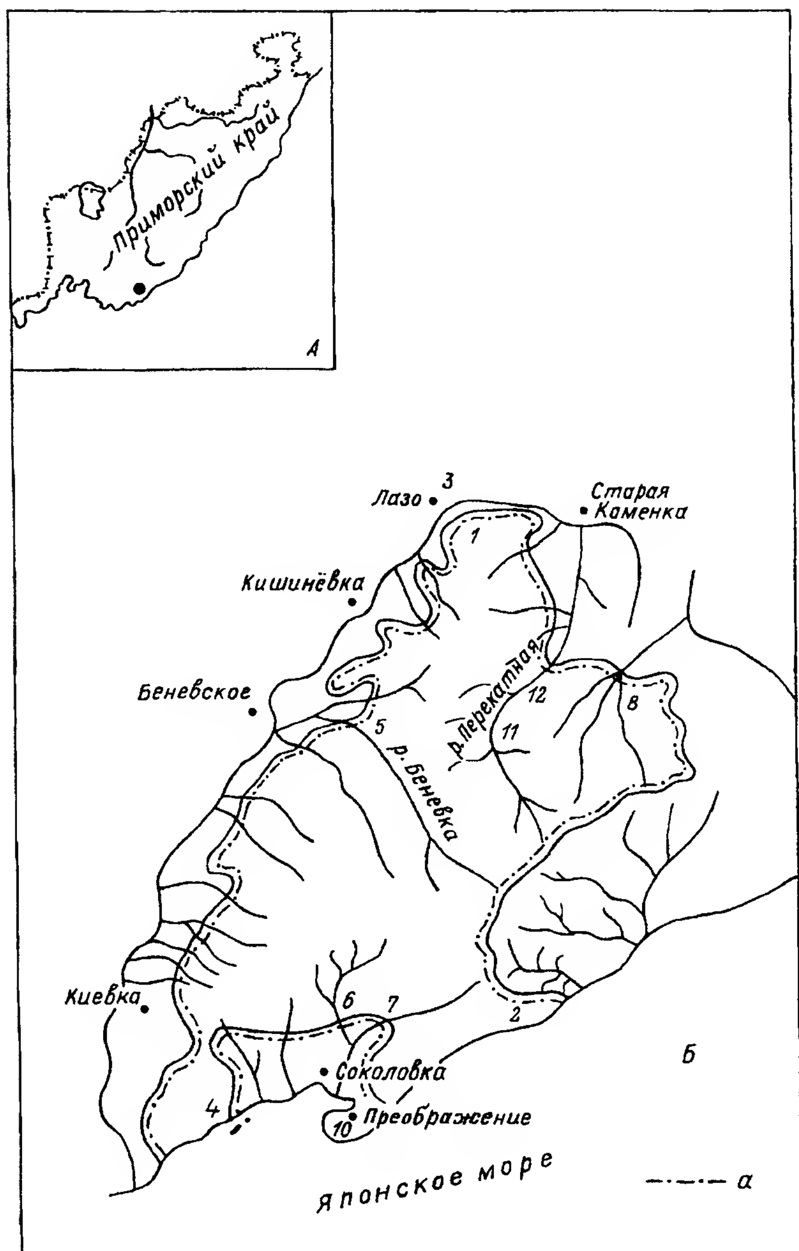
Использовали также третий метод — определение уровня содержания тяжелых металлов в слоевищах лишайников. Для химико-экологической оценки условий обитания учитывали аккумулятивную способность, массовость и широту распространения экспертных видов. В заповеднике таковыми оказались *Parmelia caperata*[1] и *P. aurulenta*. Содержание металлов Fe, Mn, Zn, Cu, Pb, Cd, Ni в пробах лишайников определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии. Всего проведено 392 элемент-определения.

Результаты и их обсуждение

Данные натуральных наблюдений приведены в табл. 1. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается на участках 8 и 9, наименьшее — на участках 1 и 3. Кроме того, на уч. 3, расположенном возле пос. Лазо, встречены нитрофильные виды и отмечено разрушение слоевищ отдельных видов лишайников. На остальных участках лишайники находились в хорошем состоянии.

---

[1] Авторы видов приведены в табл. 2.



Лазовский заповедник.

А — местонахожденне заповедника, *Б* — расположеиие пробных участков (*1—12*). *а* — граннца заповедника.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных участков

Номер пробного участка	Число видов лишайников	Экологические группы			Жизненное состояние
		устойчивые к загрязнению виды	нитрофильные виды	виды, характеризующие «чистый» воздух	
1	15	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	—	Незначительное разрушение верхнего корового слоя у *Parmelia aurulenta* и *Lepraria aeruginosa*
2	26	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Ramalina calicaris* *Usnea* sp. *Menegazzia terebrata*	Хорошее
3	19	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	*Candelaria concolor* *Phaeophyscia orbicularis*	—	Очень сильно подвержены разрушению *Parmelia caperata, P. aurulenta, P. saxatilis*
4	25	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Ramalina calicaris* *Menegazzia terebrata*	Почти все лишайники находятся в хорошем состоянии. Отмечено лишь небольшое разрушение верхнего корового слоя у *Parmelia perlata*
5	24	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Ramalina calicaris* *Menegazzia terebrata*	Хорошее
6	23	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Menegazzia terebrata*	»
7	28	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Ramalina calicaris*	»
8	33	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Menegazzia terebrata*	»
9	32	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Evernia mesomorpha* *Ramalina calicaris* *Menegazzia terebrata*	Незначительные разрушения у *Parmelia saxatilis, P. caperata Menegazzia terebrata*
10	25	*Parmelia caperata* *P. aurulenta* *P. saxatilis*	—	*Ramalina calicaris* *Menegazzia terebrata*	Хорошее
11	29	*Parmelia caperata* *P. aurulenta*	—	Ramalina calicaris	»
12	24	*Parmelia caperata* *P. aurulenta*	—		»

ТАБЛИЦА 2

Классы политолерантности

Класс	Местообитание, степень антропогенного влияния	Виды лишайников
I	Естественные ландшафты без ощутимого антропогенного влияния	*Graphis ricuzensis* (Vain.) Nakanishi, *Lobaria miridionalis* Vain., *Lopadium firrugineum* Mull. Arg., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal., *Parmelia ruderata* Vain., *Ramalina subgeniculata* Nyl., *Usnea longissima* Ach., *U. subfloridana* Stirt.
II	Естественные и (редко) слабоизмененные ландшафты	*Caloplaca gordejevii* Tomin, *Lecanora pachycheila* Hue, *Lecidea vernalis* Ach., *Leptogium cyanescens* (Rabh.) Korb., *Chromatochlamys modesta* (Nyl.) A. L. Sm., *Thelenella muscorum* (Fr.) Th. Fr., *Microphiale lutea* (Dicks.) A. Z., *Ochrolechia upsaliensis* (L.) Massal., *O. yasudae* Vain., *Parmelia huei* Asah., *Pertusaria laevigata* (Nyl.) Arnold, *P. leioplaca* (Ach.) DC., *P. multipuncta* (Turn.) Nyl., *P. muscicola* Gorbatsch., *P. pertusa* (L.) Tuck.
III	Естественные (часто) и слабоизмененные ландшафты (часто)	*Anaptyhia speciosa* (Wulfen) A. Massal., *Buellia punctata* (Hoffm.) A. Massal., *Caloplaca citrina* (Hoffm.) Th. Fr., *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr., *Cetraria ornata* Mull. Arg., *Collema subfurvum* (Mull. Arg.) Degel., *Evernia mesomorpha* Nyl., *Graphis scripta* Nyl., *Lecanora chlarona* (Ach.) Nyl., *L. intumescens* (Dicks.) Rabenh., *L. septentrionalis* H. Magn., *L. subfuscata* H. Magn., *Ochrolechia parella* (L.) Massal., *Parmelia quercina* (Willd.) Vain., *P. sulcata* Tayl., *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *P. leucostoma* (Bernh.) Massal., *P. velata* (Turn.) Nyl., *Phaeophyscia hispidula* (Ach.) Moberg, *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Furn., *Physconia grumosa* Kashiwadani, *Pyxine sorediata* (Fr.) Mont., *Ramalina calicaris* (L.) Fr., *R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue, *R. sinensis* Jatta, *Rinodina xantophea* Nyl., *Sphinctrina gelasinata* (With.) Zahlbr., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.
IV	Естественные слабо и умеренно измененные ландшафты (редко)	*Anaptychia hypoleuca* (Mull. Arg.) Vain., *A. isidiata* Tomin, *A. sorediifera* (Mull. Arg.) Du Rietz et Lynge, *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd., *Caloplaca flavorubescens* (Huds.) J. R. Laundon, *Lecanora allophana* (Ach.) Rohl., *L. atra* (Huds.) Ach., *L. chlarotera* Nyl., *Parmelia aurulenta* Tuck., *P. borreri* (Sm.) Turn., *P. caperata* (L.) Ach., *P. entotheochroa* Hue, *P. fertilis* Mull. Arg., *P. homogenes* Nyl., *P. olivacea* (L.) Ach. em. Nyl., *P. perlata* (Huds.) Ach., *P. saxatilis* (L.) Ach., *P. ulophyllodes* Vain. Savicz, *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Moberg, *Physconia grisea* (Lam.) Poelt, *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold, *R. sophodes* (Ach.) A. Massal.
V	Естественные слабо и умеренно измененные ландшафты (с равной частотой)	*Candelaria concolor* (Dicks.) Stein., *Lepraria aeruginosa* Sm. ap. Sm. et Sowerb., *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Rinodina exiqua* (Ach.) Gray.

Так как описанные нами пробные участки находятся на территории заповедника, т. е. не подвержены существенному антропогенному влиянию, мы полагали, что все виды, встреченные на этих участках, не выходят за пределы первых 5 классов политолерантности (табл. 2).

В то же время, поскольку большинство выбранных участков находится на периферии заповедника, т. е. соседствует с территориями хозяйственного использования, это должно сказаться на лишайниках. Поэтому мы ожидали, что индексы «покажут» наличие антропогенного воздействия.

Расчеты подтвердили это предположение. Из всех обследованных участков наиболее (*ИП* = 3.9) загрязнены уч. 3, расположенный возле пос. Лазо, и уч. 10, расположенный в пос. Преображение (табл. 3); наименее (*ИП* = 2.9) загрязнен уч. 9 в центральной части заповедника. Высокое значение *ИП* для уч. 1 вызвано очень сильным затенением, поэтому при анализе состояния приземного воздуха он не учитывался. Для остальных участков *ИП* укладываются в интервал от 3.2 до 3.7. Все полученные значения *ИП* указывают на наличие незначительного антропогенного воздействия.

ТАБЛИЦА 3

Значения индексов политолерантности (*ИП*) для пробных участков Лазовского заповедника

Номер пробного участка	*ИП*
1	4.2
2	3.7
3	3.9
4	3.5
5	3.3
6	3.5
7	3.6
8	3.6
9	2.9
10	3.9
11	3.6
12	3.2

Анализ содержания металлов в 2 выбранных нами видах лишайников (табл. 4, 5) показал, что в общем *Parmelia aurulenta* накапливает элементы в большем количестве, чем *P. caperata*, хотя для Ni и Cd эта закономерность иногда нарушается. По уровню содержания в обоих видах элементы располагаются в следующем порядке: Fe>Mn>Zn>Pb>Ni>Cu>>Cd. Эта последовательность соответствует ряду содержаний металлов в лишайниках в естественных природных условиях (Скирина, Качур, 1991).

По наиболее высоким концентрациям Zn и Cu в *P. aurulenta* выделяются участки 2, 3, 6—8, 11 и 12. Накопление Zn в *P. caperata* наблюдается на участках 2, 4 и 6; Cu — на участках 6 и 10. Zn и Cu являются трассерами антропогенного воздействия.

Наибольшее количество Pb и *P. aurulenta* обнаружено на участках 2, 3, 7, 8 и 11, в *P. caperata* — на участках 2, 5, 6 и 10.

Наиболее высокий уровень содержания Ni в *P. aurulenta* установлен на участках 3, 6, 8 и 11, в *P. caperata* — на уч. 6.

Больше всего Cd в *P. aurulenta* найдено на участках 2, 11 и 12, в *P. caperata* — на участках 4—7. Ni, Cd и Pb — свидетели техногенного воздействия.

Наибольшее содержание Fe в *P. aurulenta* отмечено на участках 3, 8 и 11, в *P. caperata* — на участках 2, 4, 6 и 10. Fe является одним из наиболее распространенных элементов в земной коре, его значительные количества присутствуют в пылевых частицах и его транспортировка связана с аэральным переносом.

ТАБЛИЦА 4

Содержание тяжелых металлов в *Parmelia aurulenta*, 1×10^{-3} % на золу

Номер участка	Mn	Fe	Cu	Zn	Pb	Ni	Cd
1	17.3	267	0.40	4.80	—	0.79	—
2	247.5	2669	12.00	51.00	27.0	5.25	1.00
3	141.5	3815	10.67	55.30	24.0	11.95	—
5	131.0	1914	6.50	27.50	—	3.95	—
6	306.9	2566	3.37	53.30	12.0	8.58	0.37
7	168.5	2091	11.67	57.10	15.8	3.27	0.66
8	233.6	3494	15.60	71.20	26.0	6.72	0.58
9	130.0	2039	10.00	38.50	12.0	5.50	1.65
11	275.8	3046	15.90	46.98	18.0	6.43	1.19
12	396.7	2514	13.75	64.50	13.0	5.97	1.21

Примечание. «—» — не обнаружено. По участкам 4 и 10 данные отсутствуют.

ТАБЛИЦА 5

Содержание тяжелых металлов в *Parmelia caperata*, 1×10^{-3} % на золу

Номер участка	Mn	Fe	Cu	Zn	Pb	Ni	Cd
1	9.2	164	1.00	6.25	6.00	4.17	1.83
2	36.7	520	2.59	15.90	13.00	4.92	1.99
4	92.8	661	2.05	18.40	9.70	5.80	2.21
5	59.0	433	2.56	14.97	12.13	5.50	2.17
6	55.3	1017	3.37	24.80	15.80	8.50	2.46
7	36.1	348	2.44	10.00	12.00	3.94	2.06
9	27.7	247	2.00	11.78	7.34	3.94	1.65
10	38.9	1257	3.17	14.60	12.54	2.42	0.93

Примечание. По участкам 3, 8, 11, 12 данные отсутствуют.

По содержанию Mn в *P. aurulenta* выделяются участки 2, 6—8, 11 и 12, в *P. caperata* — уч. 4. Зависимость количества Mn в растениях от условий среды не выглядит столь однозначно, как для других металлов. Накопление Mn регулируется организмами, поскольку этот металл ответствен за процесс фотосинтеза.

Таким образом, на территории заповедника выделяются 3 зоны повышенных концентраций металлов в среде и организмах: возле пос. Лазо, на северо-востоке в долине р. Перекатной и на юге, в районе пос. Преображение.

Повышенное содержание металлов в лишайниках возле пос. Лазо связано, очевидно, с влиянием самого поселка. Накопление металлов в лишайниках северо-восточной части заповедника, вероятно, вызвано переносом загрязнения горно-долинными ветрами от проходящей недалеко автотрассы. На участке у пос. Преображение и близлежащих участках повышение концентраций металлов в лишайниках обусловлено, очевидно, либо влиянием самого поселка, либо переносом загрязнения от поселка и порта. Кроме того, некоторый вклад в общий «пул» металлов может вносить региональный атмосферный перенос из Китая и Монголии (Елпатьевский и др., 1993), и лишайники как многолетние организмы фиксируют эти загрязнения в течение длительного времени.

Сравнение наших результатов с данными для Сихотэ-Алинского заповедника (САЗ), городов Дальнегорска и Владивостока, а также долины р. Рудной (Скирина, Качур, 1991) показало, что в целом найденные нами величины совпадают с концентрациями металлов в лишайниках САЗ. В то же время по уровню содержания Cd они близки к обитателям территории химкомбината в г. Дальнегорске, а по содержанию Ni — к лишайникам у химкомбината и в г. Владивостоке (табл. 6).

Выводы

1. Определение количества видов, их жизненного состояния, процентного покрытия и экологических групп эпифитных лишайников позволило установить, что наиболее загрязненной территорией Лазовского заповедника является участок, расположенный возле пос. Лазо.

2. Рассчитанный индекс политолерантности показал, что кроме участка возле пос. Лазо загрязнена также территория, примыкающая к пос. Преображение, наименее загрязнен центральный участок заповедника.

3. Уровни содержания тяжелых металлов в слоевищах лишайников подтвердили наличие загрязнения воздуха в поселках Лазо и Преображение и выявили дополнительно существование аэрального переноса металлов по долинам рек от автотрассы и от порта в пос. Преображение.

ТАБЛИЦА 6

Содержание металлов в *Parmelia caperata* (*1*) и *P. aurulenta* (*2*) из различных местообитаний в Приморском крае, $n \cdot 10^{-3}$ % (по: Скирина, Качур, 1991)

Вид	Mn	Fe	Cu	Zn	Pb	Ni	Cd
Сихотэ-Алинский заповедник							
1	20—200	120—2820	0.84—12.00	5.3—170.0	3.3—34.0	2.2—4.5	0.54—1.61
2	200—400	2000—7310	8.4—15.0	34.0—279.0	17.0—58.5	4.1—9.3	0.43—1.57
Лазовский заповедник*							
1	9.2—92.8	164—1257	1.00—3.37	6.25	6.0—15.8	2.42—8.50	0.93—2.46
2	17.3—396.7	267—3815	0.4—15.9	24.8	12.0—27.0	0.79—11.95	0.37—1.21
Борный комбинат, г. Дальногорск							
1	0.01—1.30	240—29100	0.98—34.20	2.0—344.0	9.7—170.0	0.6—12.6	0.50—2.71
2	100—2700	260—23200	3.3—15.0	4.7—416.0	25.5—780.0	2.6—11.3	0.42—2.02
Плавильный завод, долина р. Рудной							
1	20—700	420—4650	2.1—27.9	22.1—263.2	8.0—892.5	1.8—6.5	0.58—9.94
2	200—500	3260—4830	12.5—20.5	133.7—204.3	288.2—520.6	3.1—4.5	2.65—3.52
г. Владивосток							
1	0.01—0.20	450—3830	1.7—8.4	10.4—59.4	1.9—892.5	1.8—4.3	0.400—0.584
2	0.03—0.40	3350—5200	5.9—28.4	17.2—75.7	10.0—404.8	3.9—27.7	0.19—0.73

Примечание. «*» — наши данные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баденкова С. В., Княжева Л. А., Кононова И. Ф. Опыт лихеноиндикации загрязнения ландшафтов восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алинский биосферный район. Владивосток, 1981. С. 128—135.

Бязров Л. Г. Некоторые аспекты лихеноиндикации загрязнения среды // Биоиндикация и биомониторинг. М., 1991. С. 54—57.

Елпатьевский П. В., Аржанова В. С., Разжигаева Н. Г. Аэральная компонента материальной основы почвообразования на юге Приморья // Почвоведение. 1993. № 11. С. 5—8.

Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. Л., 1979. 375 с.

Мартин Л. Лихеноиндикационное картирование г. Таллина // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 134—139.

Пярн А., Трасс Х., Цобель К. Лихеноиндикация степени загрязненности атмосферного воздуха в Прибайкалье // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982. С. 37—38.

Рамад Ф. Основы прикладной экологии. Л., 1981. 543 с.

Скирина И. Ф. Применение лихеноиндикации для целей экологического мониторинга // Проблемы рационального природопользования Восточной Сибири: Тез. докл. Иркутск, 1984. С. 97—98.

Скирина И. Ф., Качур А. Н. Использование лихеноиндикации как метода оценки состояния приземного воздуха в условиях юга Дальнего Востока. Владивосток, 1988. 31 с.

Скирина И. Ф., Качур А. Н. Накопление тяжелых металлов в лишайниках как индикатор состояния окружающей среды (на примере горно-металлургического и химического производств ПО «Дальполиметалл») // Сихотэ-Алинский биосферный район: производственно-природные отношения. Владивосток, 1991. С. 109—116.

Трасс Х. Классы политолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1985. Т. 8. С. 122—137.

Шапиро И. А. Загадки растения-сфинкса. Лишайники и экологический мониторинг. Л., 1991. 80 с.

Шуканов А. С., Рыковский Г. Ф., Антонов Г. Н., Масловский О. М. Индикация загрязненности атмосферного воздуха в г. Минске в помощью лишайников и мохообразных // Вестн. Белорусск. ун-та. 1986. № 2. С. 36—41.

Herzig R., Liebendorfer L., Urech M. et al. Passive biomonitoring with lichens as a part of an integrated biological measuring system for monitoring air pollution in Switzerland // Intern. J. Environ. Anal. Chem. 1989. Vol. 35. P. 43—57.

Miszalski Z. Wrailiwos'c' protosow na SO_2 // Wradomos'ci Botaniczne. 1984. T. 28. N 4. P. 283—302.

Stringer P. W., Stringer M. H. L. Air pollution and the distribution of epiphytic lichens and bryophytes in Winnipeg, Manitoba // Bryologist. 1974. Vol. 77. N 4. P. 405—426.

Дальневосточный
государственный университет
Тихоокеанский институт
географии ДВО РАН
Владивосток

Получено 25 III 1997

SUMMARY

Following methods of air quality evaluation using lichens were applied in the Lasovsky reserve (Primorsky region): qualitative methods (species list, morphological and functional stage of lichens), calculation of Politolerance Index and estimation of heavy metal concentrations in two lichen species. These methods used in combination allow to obtain integral information about the air quality in the Lasovsky reserve.

УДК 581.48 : 582.762.2 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© И. В. Лянгузова, И. А. Лянгузов

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН ДВУХ ВИДОВ *EMPETRUM* (*EMPETRACEAE*). I. КАЧЕСТВО И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЯН

I. V. LYANGUZOVA, I. A. LYANGUZOV. ECOLOGO-BIOLOGICAL SEED CHARACTERISTICS OF THE TWO SPECIES OF *EMPETRUM* (*EMPETRACEAE*). I. QUALITY AND VIABILITY OF SEEDS

Исследованы количественные и качественные характеристики семян *Empetrum nigrum* и *E. hermaphroditum* из северо-западной части ареала. Установлено, что количественные параметры (число семян в ягоде и их масса) варьируют незначительно у обоих видов. Семена обоих видов не прорастают без специальной предпосевной обработки. Изучение качества семян видов *Empetrum* показало, что их жизнеспособность зависит от видовой принадлежности семян, географического места произрастания растений, а также от метеорологических условий года репродукции, определяющих успешность формирования полноценных семян.

Семенное размножение в целом следует рассматривать как необходимый элемент организации жизни вида как макросистемы. Оно поддерживает не только непрерывность жизни вида, но и стационарность, жизненность, ареал и целостность вида (Попцов и др., 1981). Главной функцией семян в этом случае является обеспечение размножения и расселения вида. Для успешной репродукции вида крайне важны качество и жизнеспособность семян, а также их способность к прорастанию, поэтому в настоящей работе мы сосредоточили свое внимание именно на этих вопросах.

Empetrum L. (вороника, водяника, шикша) — вечнозеленый вегетативно подвижный кустарничек, широко распространенный преимущественно в полярно-арктических и альпийских областях. На северо-западе России произрастают 2 близких по анатомо-морфологическим признакам вида — *Empetrum nigrum* L. и *E. hermaphroditum* Hagerup (Васильев, 1961; Раменская, Андреева, 1982; Черепанов, 1995). Эти виды часто являются доминантами травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов.

Семена *Empetrum* — линзовидные, мелкие (1.2—2.5 мм дл.). Семенная кожура образована наружной эпидермой интегумента и состоит из одного слоя склерифицированных клеток. Эндосперм мясистый, содержит крахмал, масло, белок. Зародыш крупный, прямой, слегка изогнутый, дифференцированный (Martin, 1946; Черняковская, 1992). Семена вороники прорастают по надземному типу.

Сведения о прорастании семян *Empetrum* крайне немногочисленны и противоречивы. Н. Г. Солоневич (1956) отмечала, что единичные всходы *E. nigrum* встречаются на болотах довольно часто, но преимущественно на участках, где моховой покров отсутствует или сильно угнетен. При посеве семян *E. nigrum* на площадки с нарушенным и ненарушенным моховым покровом семена прорастали лишь в первом случае, всхожесть составила 14 % (Солоневич, 1956). Семена *E. hermaphroditum* в течение 5 лет ни при каких условиях всходов не дали (Филиппова, 1981). Имеются сведения (Kinzel, 1913; цит. по: Николаева и др., 1985) о том, что за 2 года на свету проросло 68 %, а в темноте — лишь 24 % семян *E. nigrum*.

По способности к прорастанию и его скорости семена обычно подразделяют на 2 группы: 1) прорастающие быстро и дружно (нормальное прорастание), 2) с затрудненным прорастанием. К последней относятся семена *Empetrum*, характеризующиеся комбинированным покоем (Николаева и др., 1985).

Одним из важных показателей жизненности вида является его семенная продуктивность, характеризующаяся количеством семян, образующихся на растении. В понятие реальной семенной продуктивности включается качественная и количественная оценка семян.

На процессы формирования и созревания, а следовательно, и на качество семян растений влияют многочисленные факторы окружающей среды (географическое местоположение материнского растения, погодные условия вегетационного периода,

условия местообитания и пр.). Например, для *Vaccinium myrtillus* L. число семян в 1 ягоде варьировало от 9 до 50 шт. в зависимости от местообитания, а также от некоторых метеофакторов (Тимошок, Паршина, 1990).

В связи с этим целью работы была оценка количества и качества семян *Empetrum* в зависимости от их видовой принадлежности и географического положения.

Материал и методика

Объектами исследования были семена *Empetrum nigrum* L. и *E. hermaphroditum* Hagerup, собранные в конце сентября—начале октября 1991—1995 гг. в не нарушенных промышленным загрязнением сосняках лишайниковых или зеленомошных. На Кольском п-ове (Мончегорский р-н) и в Карелии (Костомукшский р-н) собирали ягоды *E. hermaphroditum*, а в Ленинградской обл. — *E. nigrum*.

Семена выделяли из ягод сразу после сбора, определяли общее число семян в ягоде (n = 20—25), массу воздушно-сухих семян (1000 шт.) и соотношение темноокрашенных и светлоокрашенных семян.

После 5 мес сухого хранения в лабораторных условиях проводили проращивание семян в темноте при t = 20—22 °С в чашках Петри на фильтровальной бумаге в 5 повторностях (по 25—50 семян в чашке), опыт заканчивали на 30-е сут. В основу предпосевной обработки семян была положена методика О. Junttila (1969). Использовали 3 варианта предпосевной обработки семян: 1) контроль (без обработки); 2) обработка концентрированной H_2SO_4 в течение 20 мин; 3) после обработки концентрированной H_2SO_4 в течение 20 мин семена выдерживали 48 ч в растворе $ГК_3$ (500 мг/л), затем промывали в дистиллированной воде и ставили на проращивание.

Математическую обработку данных проводили с помощью пакетов программ Statgraphics и Statistica.

Результаты и их обсуждение

При подсчете числа семян в 1 ягоде для 2 видов рода *Empetrum* (см. таблицу) было установлено, что среднее значение этого показателя не превышало 9, число семян варьировало от 6 до 12 шт. Число семян в ягодах *E. hermaphroditum* из Карелии достоверно ниже по сравнению с таковыми из других мест сбора (см. таблицу). Число пустых (недоразвитых) семян, определенных визуально, было примерно равным для обоих исследуемых видов и составляло 16—19 % от общего числа семян в 1 ягоде.

Масса 1000 шт. семян видов *Empetrum* составила около 1 г (см. таблицу), причем наименьшая величина абсолютной массы отмечена для семян *E. nigrum*, собранных в Ленинградской обл.

Таким образом, можно констатировать, что количественные параметры (число и масса) семян обоих видов *Empetrum*, собранных в разных географических точках, отличаются незначительной вариабельностью.

В процессе отделения семян от мякоти было обнаружено, что окраска семян, по-видимому, связана с цветом мякоти ягод: в ягодах со светлоокрашенной мякотью семена также были светлыми, а внутри темноокрашенной мякоти располагались семена, имевшие темно-вишневую окраску. Содержание семян определенной окраски в среднем образце значительно варьирует в зависимости от места и года сбора семян (см. таблицу). Так, например, на Кольском п-ове относительное содержание темноокрашенных семян *E. hermaphroditum* в 1991 г. составило 65 %, а в 1992 г. — лишь 20 % от общего числа семян в ягоде.

Одной из главных качественных характеристик семян является их жизнеспособность. Наиболее распространенный метод оценки жизнеспособности семян — определение их лабораторной всхожести. Поскольку ранее при проращивании светлых и темных семян *E. hermaphroditum*, собранных на Кольском п-ове, достоверные различия в лабораторной всхожести семян отсутствовали (Maznaya, Lyanguzova, 1995), в

Характеристика семян 2 видов рода *Empetrum*

Показатель	*E. hermaphroditum*			*E. nigrum*
	Место и год сбора семян			
	Кольский п-ов		Карелия	Ленинградская обл.
	1991	1992	1995	1995
Общее число семян в ягоде, шт. (n = 20—25)	8.5±0.4	8.6±0.2	7.0±0.2*	8.9±0.3
Масса 1000 шт. семян, г (n = 10)	1.091±0.009	1.083±0.011	1.107±0.014	0.898±0.055*
Относительное содержание светлых семян, % от общего числа	35	80	35	90
Относительное содержание темных семян, % от общего числа	65	20	65	10
Лабораторная всхожесть семян, %	76.8±2.3	80.0±6.1	34.4±1.2	34.8±1.9

Примечание. «*» — различия достоверны ($p < 0.05$).

дальнейшем при изучении жизнеспособности семена видов *Empetrum* не разделяли на отдельные фракции.

Прорастание семян исследуемых видов в чашках Петри имело свои особенности. Без предпосевной обработки (контроль) семена обоих видов совсем не прорастали в течение 80 сут. Объяснением этого феномена может служить наличие водонепроницаемой семенной кожуры. Скарифицированные с помощью концентрированной H_2SO_4 семена единично проросли, лабораторная всхожесть составила 2—4 %.

Обработка семян гиббереллином позволила получить значительно более высокий процент прорастания. Как видно из данных таблицы, лабораторная всхожесть семян *Empetrum* варьировала в зависимости от места сбора и года репродукции семян. Семена *E. hermaphroditum*, собранные на Кольском п-ове, отличались высокой всхожестью, в среднем она составила 78.4 %. В то же время доля проросших семян этого вида, сформировавшихся в Карелии, была более чем в 2 раза ниже, лабораторная всхожесть равнялась 34.4 %. Практически такую же всхожесть имели семена *E. nigrum* из Ленинградской обл. (см. таблицу).

Характер и период прорастания семян обоих видов представлены на рис. 1. Семена начинали прорастать на 14-е сут, затем в течение примерно 10 сут жизнеспособные семена прорастали, и к 21—26-м сут опыта прорастание практически заканчивалось.

Кроме лабораторной всхожести для характеристики качества семян используют показатель энергии прорастания, или дружности прорастания, который определяют числом семян, давших всходы в течение определенного числа дней для каждого вида растений, в процентах к числу посеянных семян (Реймерс, Илли, 1978). Однако для дикорастущих видов еще не установлены стандартные сроки определения энергии прорастания. В настоящей работе энергию прорастания семян исследуемых видов мы определяли на 3-и сут от начала прорастания, т. е. на 17-е сут от начала опыта. Энергия прорастания семян *E. hermaphroditum*, собранных на Кольском п-ове, составила 40.1 %, а семян *E. nigrum* (Ленинградская обл.) — 24 %. Таким образом, можно констатировать, что показатели энергии прорастания и лабораторной всхожести взаимосвязаны: чем дружнее прорастают семена, тем выше их лабораторная всхожесть и, следовательно, тем выше их жизнеспособность.

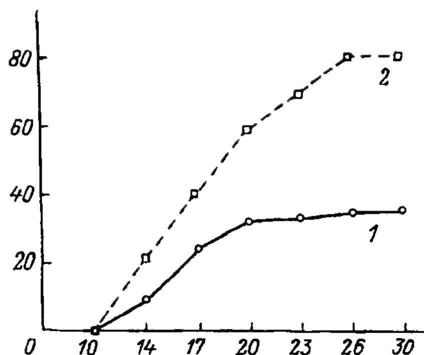


Рис. 1. Прорастание семян видов *Empetrum*.

1 — *E. nigrum* (Ленинградская обл.), *2* — *E. hermaphroditum* (Кольский п-ов). По оси абсцисс — продолжительиость опыта, сут; по оси ординат — лабораторная всхожесть, %.

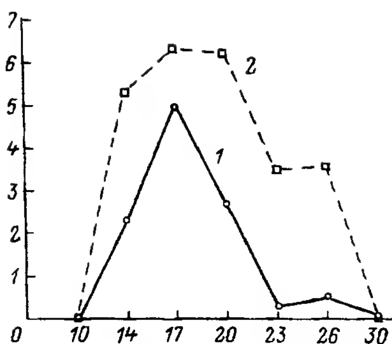


Рис. 2. Среднее число семян, проросших за 1 сут.

1 — *Empetrum nigrum* (Ленинградская обл.), *2* — *E. hermaphroditum* (Кольский п-ов). По оси абсцисс — продолжительность опыта, сут; по оси ординат — число семян, шт.

Динамика прорастания семян исследуемых видов (рис. 2) показывает, что интенсивность процесса прорастания семян *E. hermaphroditum*, собранных на Кольском п-ове, была значительно выше, чем у *E. nigrum* (Ленинградская обл.). Максимум прорастания семян *E. nigrum* наблюдался только на 17-е сут, в то время как наибольшее количество семян *E. hermaphroditum* прорастало с 14-х по 20-е сут опыта.

Для того чтобы выявить причины неполного прорастания семян, по окончании опыта было подсчитано количество проросших, набухших и ненабухших семян. Оказалось, что у *E. nigrum* (Ленинградская обл.) количество ненабухших семян составило в среднем 46 % от общего числа семян в опыте, в то время как у *E. hermaphroditum* (Кольский п-ов) — лишь 16 %. В связи с тем что все семена перед опытом были обработаны H_2SO_4, семенная кожура стала проницаемой для воды. Следовательно, можно предположить, что непроросшие семена были неполноценными, т. е. имели дефекты развития.

Подводя итог сказанному, можно сделать следующее заключение. Количественные показатели семян исследованных видов рода *Empetrum*, собранных в северо-западной части ареала, отличаются незначительной вариабельностью. Среднее число семян в 1 ягоде составило 8.2±0.3 шт., средняя масса 1000 шт. воздушно-сухих семян — 1.045 г.

Семена обоих видов рода *Empetrum* не прорастают без дополнительной предпосевной обработки вследствие водонепроницаемости семенной кожуры; скарификация семян приводит к их единичному прорастанию. Обработка семян фитогормоном (гиббереллином) дает положительные результаты. Лабораторная всхожесть семян *E. nigrum* (Ленинградская обл.) составила 34.4 %, а семян *E. hermaphroditum*, собранных на Кольском п-ове, — в среднем 78.4 %.

Семена исследуемых видов рода *Empetrum* обладают различной жизнеспособностью, что подтверждается данными об их лабораторной всхожести, динамике и энергии прорастания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев В. Н. Род *Empetrum*. М.; Л., 1961. 132 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 347 с.

Попцов А. В., Некрасов В. И., Иванова И. А. Очерки по семеноведению. М., 1981. 112 с.

Раменская М. А., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 432 с.

Реймерс Ф. Э., Илли И. Э. Прорастание семян и температура. Новосибирск, 1978. 167 с.

Солоневич Н. Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1956. С. 307—497.

Тимошок Е. Е., Паршина Н. В. Семенная продуктивность *Vaccinium myrtillus* L. (Кузнецкий Алатау) // Растит. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 3. С. 314—327.

Филиппова Л. Н. Изучение особенностей всхожести семян некоторых северных растений // Биология северных растений при введении их в культуру. Л., 1981. С. 16—27.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Черняковская Е. Ф. Семейство *Empetraceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 40—41.

Junttila O. Virkningen av gibberellinsyre pa frospriringen av *Betula nana* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup and *Ledum palustre* L. // Meld. Norg. landbrukshogsk. 1969. Vol. 48. N 19. P. 1—14.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midland Naturalist. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—660.

Maznaya E. A., Lyanguzova I. V. Seed germinability of *Empetrum hermaphroditum* // Bull. Ecolog. Soc. America. 1995. Vol. 76 (3d Suppl.). P. 361.

Ботанический иститут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Саикт-Петербургский
государствениый университет

Получено 3 XII 1996

SUMMARY

Qualitative and quantitative characteristics of seeds in *Empetrum nigrum* and *E. hermaphroditum* from north-west of their area were studied. It was shown that the differences between some quantitative parameters (number of seeds per berry and mass of seed) were not significant. A seed colour was apparently correlated with a colour of berry pulp. In both species seeds did not germinate without special treatment. The viability of seeds depends on the species, geographic location of plants and meteorological conditions.

УДК [581.176.1 + 581.815] : 581.82 : 582.632.1 : 58.08

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© Л. Л. Новицкая

МОДЕЛИ СКЛЕРИФИКАЦИИ ТКАНЕЙ КОРЫ *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) В ПРИРОДЕ И ЭКСПЕРИМЕНТЕ

L. L. NOVITSKAYA. THE MODELS OF SCLERIFICATION OF *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) BARK TISSUES IN NATURE AND IN THE EXPERIMENT

Рассмотреиы особеииости дифференциации склереид в коре разиых форм *Betula pendula* в ходе иормальиого онтогеиетического развития тканей ствола и при их регеиерации после механического повреждеиия. Высказаио предположеиие о том, что диффереициация склереид иидуцируется определеииым сочетаиием концентраций ауксииа и сахарозы. Исходя из этого обсуждаются различиые модели склерификации тканей коры. Сделан вывод о том, что появление склереид в прикамбиальиой зоие флоэмы, так же как и формироваиие широких аиомальиых лучей, по-видимому, связано с накоплеиием в некоторых участках проводящей флоэмы избыточного количества ассимилятов.

По морфологической структуре коры береза повислая *Betula pendula* Roth характеризуется большим количеством форм — более 20 (Косиченко и др., 1980). Их обычно подразделяют на 2 основные группы — пробковые и корковые (Махнев, 1965;

Косиченко и др., 1980, и др.). Морфологические особенности коры в значительной степени определяются схемой расположения в ней механических элементов, которые в коре березы представлены склереидами или, как их еще называют, каменистыми клетками.

У всех пробковых форм березы тесно сближенные, неширокие (150—200 мкм) группы склереид образуют тангенциальные полосы, пересекаемые лубяными лучами и по радиусу ствола равномерно чередующиеся с прослойками лубяной паренхимы (Косиченко и др., 1980). У грубокорых форм склереиды собраны в крупные (0.5—1.0 мкм) беспорядочно расположенные группы, удаленные друг от друга на значительное расстояние. Структура механической ткани тонкокорых форм переходная, т. е. тангенциальные полосы склереид на отдельных участках ствола сменяются группами не строго ориентированных склереид. У всех перечисленных форм в первый год функционирования луба склереиды не образуются. Дифференциация их происходит в непроводящем лубе на 2—3-й и в последующие годы его жизнедеятельности, когда ситовидные трубки утрачивают свою проводящую функцию.

В пределах вида *B. pendula* наряду с деревьями, обладающими обычной текстурой древесины, встречаются особи, древесина которых характеризуется аномальным строением и ярко выраженной узорчатостью (Алексеева, 1962). Это растения карельской березы, являющейся, как считают многие авторы (Яблоков, 1962; Багаев, 1963; Любавская, 1966; Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991; Черепанов, 1995, и др.), разновидностью березы повислой (*B. pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti). Существует и иная точка зрения. Так, А. Я. Любавская (1975, 1978) определяет систематическое положение карельской березы как замещающего вида березы повислой на северо-западе Европы и предлагает обозначить его как самостоятельный вид — береза карельская *B. carelica* Merckl. Как бы то ни было, особи с обычной и узорчатой древесиной помимо различий в анатомическом строении этой ткани имеют существенные структурные особенности коры, одна из которых заключается в расположении механических элементов в тканях луба. Здесь в зонах развития структурных аномалий в конусовидные углубления на поверхности последнего годичного слоя древесины со стороны луба вдаются крупные скопления каменистых клеток. Между ксилемой и склерифицированным лубом остается лишь тонкий слой камбиальной зоны.

В. В. Коровин и С. П. Зуихина (Зуихина, Коровин, 1983; Коровин, Зуихина, 1985, 1989а, б; Коровин, 1987а, б) провели сравнительный анатомический анализ ряда аномальных древесин. В результате у березы карельской, клена явора *Acer pseudoplatanus* L. с текстурой «птичий глаз» и своеобразной «бугорчатой» древесиной, клена манчжурского *A. mandshuricum* Maxim., клена остролистного *A. platanoides* L., имеющих рисунок, подобный «птичьему глазу», ольхи серой *Alnus incana* Moench., капов березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. и ореха грецкого *Yuglans regia* L., сувелей березы повислой, наплывов на стволах сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. были выявлены общие черты строения аномалий, особенно на начальных стадиях их формирования. Во всех перечисленных случаях возникновение аномальных структур связывалось с расширением сердцевинных лучей и их интенсивной склерификацией, захватывающей все прилегающие к лучу структурные элементы прикамбиальной зоны флоэмы. Таким образом, можно заключить, что изменение модели склерификации луба, по-видимому, тесно коррелирует с образованием структурных аномалий древесины, придающих ей в некоторых случаях ценные декоративные качества.

«Причинные взаимосвязи, выявляющиеся в процессе образования склереид, — чрезвычайно интересная проблема для исследователя, изучающего гистогенез» (Эсау, 1969 : 201). Несмотря на большое количество работ в этом направлении (Foard, 1958, 1959; Al-Talib, Torrey, 1961; Rao, Singarayar, 1968; Rao, 1969; Rao, Vaz, 1970, и др.), поставленная задача до сих пор окончательно не решена, хотя она имеет значение и с точки зрения познания механизма образования аномальных древесин.

Известно, что для понимания сути тех или иных морфогенетических преобразований, имеющих место в ходе индивидуального развития организма, испытанным

приемом служат различные экспериментальные воздействия, ведущие к изменению типичных структурных построений. Одним из примеров такого рода воздействий является механическое повреждение тканей, предусматривающее подключение регенерационных процессов.

Цель настоящей статьи — рассмотреть с точки зрения современных представлений о движущих силах морфогенеза разные модели склерификации тканей коры березы, проявляющиеся как в ходе нормального онтогенеза, так и при регенерации тканей ствола.

Материал и методика

Объектом исследования служили 15—20-летние растения березы повислой с обычной прямослойной древесиной и березы карельской с узорчатой свилеватой древесиной ствола. Обычная береза повислая (в дальнейшем именуемая как обычная береза) по морфологической структуре коры была представлена бронзовокорой формой, относящейся к группе пробковых берез. Растения карельской березы характеризовались наличием на стволе шаровидных утолщений, обладающих большой плотностью рисунка древесины, и зон так называемых перетяжек, имеющих слабо выраженную узорчатость.

Изучение регенерационных процессов проводили в ходе репаративной регенерации тканей ствола обычной березы. Повреждения наносили в разные сроки активного функционирования камбия. Несколько сроков заложения эксперимента давали возможность к концу вегетационного периода получить материал, характеризующий разные стадии восстановительных процессов в очаге поранения.

Повреждение заключалось в следующем: на стволе на высоте 1.3 м от земли делали 4 глубоких, проникающих в древесину надреза в виде квадрата со стороной 2.5 см. Затем пинцетом осторожно удаляли вырезанный участок коры и плотно обматывали ствол в зоне поранения водонепроницаемой липкой лентой, таким образом предохраняя обнаженные ткани ствола от высыхания. В этом случае заживление раны проходило по всей поверхности повреждения одновременно. В очаге поранения шли быстрое заложение раневого камбия и формирование тканей коры и древесины в результате его деятельности.

Для сравнительного анатомического анализа раневых (сформированных в ходе восстановительных процессов) и нормальных тканей коры и древесины образцы последних брали с тех же деревьев, на которых закладывались раневые «окошки», но на противоположной поранению стороне ствола. Образцы тканей карельской березы отбирали в зонах шаровидных утолщений ствола.

Для получения сравнительной анатомической характеристики объектов исследования был проведен микроскопический анализ контрольных образцов коры обычной березы, которые вырезали с противоположной поранению стороны ствола, а также тканей, регенерировавших в очаге поранения на последовательных этапах заживления раны. Наряду с этим были изучены структурные особенности участков коры карельской березы в зонах ярко выраженных аномалий ствола.

Фиксацию материала проводили глутаральдегидом с последующей дофиксацией осмием по общепринятой методике. Сначала образцы в течение 6 ч выдерживали в 3 %-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) с 2.5 %-ной сахарозой. После промывки буфером их помещали на 13 ч в 2 %-ный раствор четырехокиси осмия. Дегидратацию материала осуществляли в серии спиртов восходящей концентрации вплоть до абсолютного спирта. Вслед за этим кусочки тканей заключали в эпоксидную смолу эпон. Срезы изготавливали на ультратоме LKB-IV. Их толщина равнялась 2 мкм. Срезы окрашивали в спиртовом растворе сафранина, затем готовили постоянные препараты, которые просматривали в световом микроскопе Ergaval с фотонасадкой mf matic.

При обсуждении материала были широко использованы работы, цитируемые в обзорах J. Warren Wilson (1984) и T. Sachs (1984).

Результаты

На табл. I, *1* представлен поперечный срез коры бронзовокорой формы березы повислой. Феллема этой березы отличается мелкоклеточностью и незначительной толщиной (0.2—0.3 мм). Ежегодный прирост феллодермы обычно составляет 3—4 ряда клеток. По анатомическим и функциональным особенностям в лубе можно выделить проводящую, непроводящую и дилатационную зоны.

Ширина проводящей флоэмы равна годичному приросту и составляет 0.2—0.3 мм (табл. I, *2*). В проводящей флоэме хорошо развиты ситовидные трубки. Их ряды перемежаются рядами клеток вертикальной (осевой) паренхимы, однако четкой слоистости во флоэме нет. Лучи в лубе обычно 1—3-рядные, извилистые, составляющие их клетки вытянуты в радиальном направлении. Механических элементов в проводящем лубе нет.

В непроводящей флоэме наблюдается склерификация клеток осевой паренхимы (табл. I, *1, 2*). Это происходит обычно на 2—4-й год после их образования. Склереиды располагаются группами, одиночные клетки обычно не встречаются. Клетки лучей в непроводящей флоэме не склерифицируются, напротив, при встрече со скоплениями каменистых клеток лучи их огибают.

Дилатационная зона образуется в результате значительного расширения лучей (табл. I, *1*). Здесь склерификации подвергаются клетки как осевой, так и лучевой паренхимы. Во вторичном лубе бронзовокорой формы березы дилатационная зона составляет почти половину ширины всего луба. Каменистые клетки здесь образуют крупные скопления, вытянутые в тангенциальном направлении (табл. I, *3*). Скопления склереид располагаются близко друг к другу, и каждое насчитывает до нескольких десятков или сотен клеток. Склереиды относятся к типу брахисклереид и макросклереид. Они имеют сильно утолщенную (8—12 мкм) лигнифицированную вторичную оболочку, снабженную простыми, часто ветвистыми порами.

Отличительными чертами коры карельской березы являются ее толщина (превышает обычный для березы показатель в 4—6 раз), связанная с сильным разрастанием паренхимной ткани в лубе и более периферических слоях коры, и образование большого количества склереид на всей площади ее поперечного сечения. Особый интерес представляют группы склереид в непосредственной близости от камбия. Они могут возникать в результате склерификации клеток широких агрегатных лучей, располагаясь в центре килевидного углубления коры в древесину (табл. I, *4*), или формируются из ситовидных элементов и клеток осевой паренхимы проводящей флоэмы на вогнутых участках годичного кольца. В обоих случаях от камбия их отделяет лишь несколько рядов клеток.

Обратимся к особенностям строения тканей, образующихся в очаге поранения на стволе обычной березы после удаления участка коры рассмотренного выше строения.

Восстановление поврежденного участка ствола происходило через образование раневого каллуса. Заложение в нем камбия характеризовалось появлением зоны меристематической активности в виде специфического слоя периклинально делящихся клеток (табл. II, *1, 2*), наружные из которых дифференцировались в элементы флоэмы, а внутренние — в элементы ксилемы.

Появление склереид отмечено с внешней стороны зоны, характеризующейся первыми признаками активизации клеточных делений. В данном случае склерификации подвергались обычно клетки каллусной паренхимы, непосредственно примыкающие к камбиальной зоне или находящиеся на некотором расстоянии от нее (табл. II, 2).

В процессе дальнейшей деятельности уже сформированного камбия наличие склереид в прикамбиальной зоне может быть связано со склерификацией как флоэмных производных камбия, так и клеток каллусной паренхимы, примыкающих к ним (табл. II, *3*). Причем, судя по размерам склереид и их взаимному расположению, паренхимные клетки перед дифференциацией в склереиды делятся антиклинальными и периклинальными перегородками. Склереиды располагаются, как правило, группа-

ми. Численность клеток в таких склеренхимных агрегатах колеблется от 8—10 до нескольких десятков.

На первых этапах заложения и деятельности раневого камбия клетки лучей обычно не склерифицируются (табл. II, *2, 3*), в то время как в зоне дифференциации ситовидных элементов и клеток вертикальной паренхимы этот процесс протекает активно (табл. II, *3*). По мере нормализации деятельности раневого камбия, т. е. при увеличении количества флоэмных и ксилемных его производных, схема распределения склеренхимных элементов во флоэме видоизменяется — центры склерификации смещаются к широким агрегатным лучам (табл. II, *4*).

В процессе деятельности веретеновидных инициалей камбия происходит отложение новых элементов флоэмы — ситовидных трубок с сопровождающими клетками и клеток осевой паренхимы. Они отодвигают ранее образованные группы склереид наружу, поэтому на определенном этапе заживления раны склереиды в прикамбиальной зоне можно обнаружить лишь в области широких лучей. В дальнейшем происходит расчленение агрегатных лучей; ширина лучей более или менее стабилизируется и составляет от 1 до 4 клеток, которые сохраняют типичные для паренхимы оболочки и протопласт. Таким образом, зона склерификации флоэмных элементов отодвигается от камбия к более периферическим слоям коры, а между ней и камбием располагается проводящая флоэма (табл. II, *5*). На тангенциальных срезах видно, что в средних слоях раневой коры скопления склереид распределяются более или менее равномерно по всей площади раневого «окошка» (табл. II, *6*).

Во всех рассмотренных случаях дифференциации склереид в очаге поранения немаловажным фактом являлось то, что обычно интенсивное их формирование происходило в конце вегетационного периода перед окончанием ростовых процессов. Об этом свидетельствует сравнительный анализ срезов, сделанных из регенерационных тканей разных сроков фиксации. Особенно наглядно это видно на образцах, характеризующих начальные этапы заложения раневого камбия. В одном случае, при нанесении повреждения в конце июня и фиксации в середине июля (табл. II, *1*), склереиды в раневом каллусе не обнаруживаются, в другом случае, при нанесении повреждения в начале августа и фиксации в конце того же месяца, рядом с зоной заложения камбия видны полностью сформированные склереиды (табл. II, *2*).

Возникает вопрос: какие изменения и каких факторов происходят в прикамбиальной зоне флоэмы карельской березы и регенерирующей коры обычной березы, которые ведут к появлению здесь крупных толстостенных клеток с лигнифицированными оболочками? Ответить на него мы попытаемся в ходе обсуждения изложенного материала.

Обсуждение

Дифференциация тех или иных анатомических элементов, входящих в состав разных тканей растительного организма, в конечном счете зависит от сочетания определенных физиолого-биохимических факторов, оказывающих детерминирующее влияние на дальнейшее развитие клеток. Причины склерификации клеток паренхимы до сих пор точно не установлены. Тем не менее еще R. Bloch (1941) на основании появления каменистых клеток вблизи раневых тканей предположил, что они развиваются в ответ на некоторые физиологические нарушения. Так, в частности, в коре дифференциация многих паренхимных клеток в склереиды происходит по причине старения ткани.

Позже были предприняты попытки выявить конкретные факторы, лежащие в основе различных моделей склерификации растительных тканей. В этой связи большое значение имело установление факторов, или полностью ингибирующих развитие склереид, или видоизменяющих схему их распределения. D. Foard (1959) отмечал, что превосходным материалом в данном случае являются склеренхимные идиобласты, встречающиеся в листьях некоторых высших растений. В хирургических экспериментах на интактных незрелых листьях *Camellia japonica* он продемонстри-

ровал влияние поранения на схему распределения склереид. 50 молодых листьев были надрезаны по определенной схеме, и в каждом случае склереиды формировались вдоль границ надрезов. Повреждение листьев *Fagraea fragrans* (Rao, 1969; Rao, Vaz, 1970) также вызвало изменения в развитии склереид. С одной стороны, оно оказало ингибирующее влияние на дифференциацию астросклереид, типичных для листовой пластинки данного вида: общее их количество на единицу площади заметно уменьшилось. С другой стороны, некоторые из клеток, появившихся в результате деятельности раневой меристемы и соседствующих с поверхностью повреждения, развивались в брахисклереиды с очень толстыми лигнифицированными оболочками. Был сделан вывод о том, что на дифференциацию склереид оказывают влияние раневые гормоны, накапливающиеся вблизи зоны поранения (Rao, 1969).

Существует ряд работ, в которых высказывается предположение о связи процессов склерификации с нарушением баланса ростовых веществ. Из них выделяются исследования, проведенные на видах *Pseudotsuga*, при которых обработка ауксином понижала частоту образования склереид в развивающихся листьях, причем высокие концентрации ауксина могли полностью ингибировать процессы склерификации (Al-Talib, Torrey, 1961). Подобные результаты были получены и на других видах растений. В листьях *Fagraea fragrans* концентрации ИУК 0.50 и 0.25 % вызывали полное ингибирование склерификации, тогда как при 0.125 % ИУК формирование склереид не подавлялось, но была отмечена структурная изменчивость оболочек склеренхимных клеток — они оставались тонкими и неодревесневшими (Rao, Singarayar, 1968). Наблюдаемое распределение склереид в листьях вдоль интактного побега *Pseudotsuga* свидетельствовало о том, что высокие концентрации ауксина в самых молодых терминальных листьях связаны с низким уровнем заложения склереид, а низкие концентрации ауксина в старых базальных листьях ведут к более частому их появлению (Al-Talib, Torrey, 1961). На основании приведенных данных можно предположить, что гормональный фактор, особенно ауксин, играет важную роль в определении места и времени развития склереидных инициалей.

На возможное значение ауксина в процессах склерификации указывают Коровин (1970) и Зуихина (1976). Согласно Коровину (1970), изучавшему строение березовых капов, в тех участках луба, где концентрация ростовых веществ должна быть повышенной, склерификация ткани очень слабая. Зуихина (1976) связывает формирование больших скоплений склереид в зоне замедления деятельности камбия у клена явора с вероятным понижением концентрации ростовых веществ в этих зонах; она отмечает, что у клена белого в центре аномалии «птичий глаз» деятельность камбия сильно ослаблена и концентрация ауксинов, видимо, очень низкая. Это, вероятно, и вызывает такую интенсивную склерификацию лучевых клеток еще в камбиальной зоне. Во всяком случае одновременно с образованием аномального луча камбий в зоне дифференциации сокращает число периклинальных делений в сторону ксилемы. В результате на поверхности древесного цилиндра образуется углубление, в которое из луба входит аномальная группа склереид. По той же схеме, по мнению Зуихиной, происходит образование склереид в прикамбиальной зоне флоэмы и у березы карельской.

Ростовые вещества несомненно играют важную роль в процессах роста и дифференциации, и, как мы видели, в специальной литературе имеется немало тому подтверждений. Однако на процессы склерификации, по-видимому, оказывают влияние и другие соединения.

Например, Foard (1958) в экспериментах по культивированию листьев *Camellia japonica* показал, что дифференциация склереид ингибируется высокой концентрацией сахарозы в питательной среде. Эксперимент проводился в двух направлениях. В одном случае использовалась простая жидкая питательная среда, состоящая только из сахарозы и минеральных солей. Листья, культивировавшиеся в среде, содержащей 8 и 16 % сахарозы, имели намного меньше зрелых склереид по сравнению с листьями, росшими при более низких концентрациях сахара (2 и 4 %). Для проверки идеи о том, что этот результат может быть вызван осмотическим эффектом, во втором случае

в среду с 2%-ной сахарозой добавляли различные количества маннитола, так чтобы общая молярность раствора соответствовала 4, 8 и 16 % сахарозы. Развитие склереид в листьях на этих сахарозо-маннитоловых смесях было очень сходным с обнаруженным у листьев, растущих на чистой сахарозе. Автор сделал вывод о том, что ингибирование склерификации вызвано высоким осмотическим давлением раствора, однако не исключил и биохимического влияния сахарозы на развитие склереид.

Обобщая имеющиеся сведения, можно предположить, что для дифференциации склереид необходимо сочетание двух факторов, а именно низкие концентрации ауксина (менее 0.125 %) и сравнительно высокие концентрации сахарозы (2—4 %).

Данный подход хорошо согласуется с современными представлениями о том, что направленность дифференциации клеток и тканей растительного организма может определяться специфическими концентрациями неспецифических веществ (Либберт, 1976), получивших название морфогенов (Warren Wilson, 1984). Участки организма, в которых градиенты концентраций веществ-морфогенов координируют дифференциацию его клеток и тканей, обозначают как морфогенетические поля. К настоящему времени у растений как морфогены были идентифицированы ауксин, сахароза и цитокинин (Fosket, 1980; Mitchison, 1980; Warren Wilson, 1980, 1984; Sachs, 1981).

В растении синтез ауксина происходит в молодых распускающихся листьях (Jacobs, 1979; Allen, Baker, 1980, и др.). Ауксин синтезируется также в молодой ксилеме в период автолизов, сопровождающих дифференциацию клеток (Sheldrake, Northcote, 1968). Из ксилемы ауксин может транспортироваться радиально в камбий и флоэму (Zamski, Wareing, 1974). Путь дальнего транспорта эндогенного ауксина проходит по камбию и дифференцирующейся ксилеме (Morris, Kadir, 1972; Morris, 1977; Jacobs, 1979). Что касается концентраций ауксина в камбиальной зоне в целом, то они характеризуются градиентом с прогрессивно снижающимися концентрациями в камбии и флоэме (Warren Wilson, 1978). Этот градиент является очень высоким с разницей концентраций от 2- до 10-кратной при расстоянии менее 1 мм (Sheldrake, 1971; Savidge, Wareing, 1981).

Сахароза является основным веществом дальнего транспорта углеводов по флоэме, ее концентрация в соке ситовидных трубок составляет обычно 10—25 %. В камбии и дифференцирующихся производных происходит ее интенсивная метаболизация. В результате по ширине камбия создается высокий концентрационный градиент сахарозы: 10—25 % в ситовидных трубках и менее 1 % (часто едва обнаруживаемые) в сосудах ксилемы (Warren Wilson, 1978).

Теперь уже хорошо известно, что определенное сочетание ауксина и сахарозы способствует дифференциации проводящих элементов. Сочетание 0.1 мг/л ИУК с 1.5—2.5%-ной сахарозой благоприятствует закладке главным образом трахеид. Повышение содержания сахарозы до 4.5—5.0 % при той же концентрации ИУК приводит к усиленной закладке ситовидных элементов (Wetmore, Rier, 1963; Wetmore et al., 1964). Показано также, что хотя в некоторых случаях трахеальные элементы могут развиваться и при отсутствии сахарозы, все же вплоть до определенной концентрации, по-видимому около 2 % (цифра сильно варьирует у разных видов), сахароза сильно влияет на увеличение количества образовавшихся элементов. При превышении этой концентрации сахароза ингибирует образование трахеид (Beslow, Rier, 1969; Warren Wilson et al., 1982). Ситовидные трубки могут не образовываться при концентрациях сахарозы 1 % и менее, но увеличивать образование при концентрациях вплоть до приблизительно 4 % (Wetmore, Rier, 1963; Fadia, Mehta, 1973). Таким образом, оптимальная концентрация сахарозы для индукции ситовидных трубок выше, чем для трахеальных элементов. С другой стороны, если принять во внимание, что в функции ауксина помимо прочего входят индукция деления клеток и стимуляция их роста растяжением, то становится понятным, что по обе стороны камбия на всем протяжении камбиальной зоны концентрация ауксина должна быть достаточной для обеспечения этих процессов со стороны как ксилемы, так и флоэмы. Рассмотренные выше градиенты концентрации ауксина и сахарозы через камбий,

очевидно, как раз и способствуют закладке с одной его стороны проводящих элементов ксилемы, а с другой — флоэмы.

Концентрации сахарозы, индуцирующие образование склереид (2—4 %), совпадают с оптимумом для дифференциации ситовидных элементов. Таким образом, если принимать во внимание только этот фактор, то следует ожидать, что заложение склереид в камбиальной зоне флоэмы должно быть достаточно обычным явлением, как и заложение здесь самих ситовидных элементов. Так ли это на самом деле?

Оказывается, у растений, кора которых характеризуется наличием склереид, они чаще всего образуются в зоне непроводящей флоэмы (Эсау, 1969, и др.). В данном случае речь идет о так называемой вторичной склерификации, когда склереиды возникают в результате склерификации вначале обычных паренхимных клеток. В то же время в литературе отмечается, что у некоторых растений дифференциация склереид может происходить непосредственно из производных камбия (Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969, и др.). Имеется в виду не аномальный морфогенез, как у карельской березы или явора, а появление склереид среди волокон твердого луба при обычном для вида его чередовании со слоями мягкого луба (мягкий луб — осевая паренхима и ситовидные трубки, твердый луб — участки склереид и лубяного волокна).

Такой тип склерификации флоэмы был подробно изучен I. Roth (1981), которая исследовала анатомические особенности коры 48 семейств тропических растений. Она отмечает, что образование склереид твердого луба по сравнению с волокнами значительно задерживается. Обычно они появляются среди волокон у внутренней границы непроводящей флоэмы. Образование склереид внутри проводящей ткани описывается в виде исключительных случаев, причем обнаруживаются они здесь только у ее внешней границы.

Необходимо вспомнить, что основной морфологической особенностью склереид, отличающей их от паренхимных клеток, является толстая слоистая оболочка. Следовательно, их появление в слоях твердого луба у внешней границы проводящей флоэмы свидетельствует о том, что детерминированные как склереиды камбиальные производные какое-то время ничем не отличаются от обычных паренхимных клеток и лишь в периферических слоях проводящей ткани приобретают типичные признаки склереид. С другой стороны, насколько детерминированной является дифференциация камбиальной производной в склереиду, если в ходе дифференцировки она проходит стадию обычной паренхимной клетки? Не является ли это еще одним случаем вторичной склерификации, только более ранней по сравнению с той, которая имеет место в непроводящей флоэме? Как бы то ни было, все приведенные примеры свидетельствуют о том, что заложение каменистых клеток во флоэме происходит в тех ее слоях, которые, во-первых, достаточно удалены от камбиальной зоны, следовательно, находятся на значительном расстоянии от мест транспорта и синтеза ауксина и, во-вторых, удалены (непроводящая флоэма) или отграничены (твердый луб) от транспортных путей сахарозы. Это еще раз подтверждает предположение о том, что дифференциация склереид происходит в зонах ствола, где содержание ауксина довольно низкое, а содержание сахарозы находится на относительно высоком уровне (2—4 %). Такое соотношение должно, очевидно, соответствовать запасающим тканям в период накопления запасных питательных веществ. К таковым как раз и относятся осевая паренхима в непроводящей флоэме и лучевая паренхима в дилатационной зоне коры. Следовательно, появление здесь склереид вполне обоснованно.

По поводу возможности склерификации клеток в непосредственной близости от камбия можно отметить следующее. Во флоэмной части камбиальной зоны многих растений концентрация сахарозы, по-видимому, удовлетворяет требованиям, необходимым для заложения склереид, но концентрация здесь ауксина является, напротив, слишком высокой. В прикамбиальной зоне флоэмы отрицательную роль начинает играть слишком высокая концентрация сахарозы в функционирующих ситовидных трубках (10—25 %). Отсюда можно заключить, что появление склереид в не типичных для этого местах, например в прикамбиальной зоне флоэмы некоторых растений,

должно служить показателем снижения здесь до «склереидного» оптимума уровней обоих вышеназванных веществ.

Рассмотрим с данных позиций разные модели склерификации тканей коры березы. У березы, как и у большинства растений, основной транспортной формой углеводов является сахароза. На протяжении большей части периода вегетации она является единственным сахаром березового флоэмного экссудата (Колесниченко, 1985). Наиболее высокая ее концентрация отмечена в ситовидных трубках проводящей флоэмы, соответственно в норме у березы в проводящей флоэме склереиды не образуются. Этот процесс наблюдается в непроводящей флоэме, где концентрация сахарозы значительно ниже. Понижается в данном направлении и концентрация ауксина: как указывалось ранее, максимум ее приходится на зону дифференциации ксилемы с градиентами к прогрессивно снижающимся концентрациям в камбии и флоэме (Warren Wilson, 1978). Таким образом, в зоне непроводящей флоэмы градиенты концентраций двух основных веществ-морфогенов достигают величин, которые индуцируют склерификацию клеток вертикальной (осевой) паренхимы.

Используя ту же аргументацию, можно объяснить, почему на данном этапе склерифицируется именно осевая, а не лучевая паренхима. Известно, что по клеткам лучей осуществляется транспорт ассимилятов как в ксилему, так и в наружные слои коры. Следовательно, в этих клетках концентрация сахарозы должна быть выше, чем в окружающих тканях. По мере удаления от проводящей флоэмы и приближения к дилатационной зоне концентрация сахарозы в связи с дальностью радиального транспорта понижается, и как следствие в зоне дилатации лучей наблюдается склерификация лучевой паренхимы.

Такой подход не противоречит и изложенной выше измененной схеме склерификации паренхимных элементов, которая наблюдается при регенерации участков коры березы. Так, например, склерификация каллусной паренхимы вблизи формирующегося камбия происходит при отсутствии проводящих элементов в окружающих тканях, а склерификация первых флоэмных камбиальных производных происходит, когда проводящие элементы, окружающие склереиды, характеризуются аномальным строением, еще не образуют единую проводящую систему и, следовательно, не участвуют в транспорте сахарозы. По мере нормализации деятельности восстановленного камбия количество ситовидных трубок постепенно увеличивается и они подключаются к общей системе транспорта пластических веществ. Соответственно, склерификации флоэмной паренхимы в этих зонах уже не происходит, при этом ранее сформированные склереиды отодвигаются наружу. В прикамбиальной зоне флоэмы склереиды теперь встречаются только в центре очень широких горизонтальных тяжей паренхимы, напоминающих лучи, протянувшиеся от бывшей раневой поверхности древесины через древесину, отложенную восстановленным камбием, до заново сформированной коры (табл. II, *4*). С чем это может быть связано?

Такие тяжи — это пути радиального транспорта ассимилятов. Об их специализации свидетельствует характер расположения пор в оболочках клеток: наибольшее количество поровых каналов располагается на тангенциальных клеточных стенках, что и обеспечивает преимущественный транспорт веществ в радиальном направлении. Однако такая ориентация пор создает определенные трудности для перемещения веществ в центр тяжа. Наконец, широкий тяж паренхимы разделяет на значительное расстояние элементы вертикальной проводящей системы. В результате находящиеся ближе к его центру клетки оказываются удаленными от путей вертикального и горизонтального транспорта веществ, и здесь должен создаваться сильный перепад концентраций сахарозы и ауксина в сторону их понижения. Это, очевидно, и является причиной формирования в центре тяжа каменистых клеток.

В то же время формирование склереид само по себе может служить причиной снижения в определенных участках ствола уровня сахарозы. Обычно склереиды представляют собой очень крупные клетки, почти весь объем которых занимает толстая слоистая оболочка. Образование таких клеток связано со значительным увеличением объема, а их обмен веществ направлен на отложение мощной клеточной

стенки. Это невозможно без притока метаболитов к месту формирования склереиды и их временного запасания. Известно, что вещество клеточных стенок имеет углеводную природу, а углеводы поступают к местам их потребления в основном в виде сахарозы. Очевидно, склереида какое-то время функционирует как запасающая паренхимная клетка, использующая избыток продуктов расщепления сахарозы (глюкоза + фруктоза) и иные формы соединений, предшественницей которых является сахароза, на формирование клеточной оболочки. Исходя из этого можно заключить, что размеры, количество и локализация склереид в той или иной зоне коры ствола древесного растения связаны с необходимостью выведения избыточного количества поступающих ассимилятов из обмена. Этот избыток может возникнуть из-за лимитированных возможностей камбиального роста и ограниченного объема запасающей паренхимы. В подтверждение этому можно привести тот факт, что образование склереид, по нашим наблюдениям, приобретает массовый характер в период затухания камбиальной активности и осеннего оттока ассимилятов из кроны.

Попытаемся теперь с тех же позиций объяснить структурные особенности коры карельской березы. Следует напомнить, что речь идет в основном о специфической модели распределения склереид и гипертрофированном разрастании паренхимной ткани. Рассуждения по этому поводу могут служить также выводами по настоящей статье:

— разрастание паренхимы является свидетельством необходимости увеличения объема запасающей ткани;

— увеличение объема запасающей ткани возможно только при притоке больших количеств ассимилятов;

— одной из причин появления избытка ассимилятов может быть их неравномерное распределение; в коре карельской березы оно может быть связано со свилеватостью проводящих тканей;

— свилеватость проводящих тканей вызывает нарушение транспорта сахарозы, в результате чего в одних участках проводящей флоэмы создается ее избыток, а в других — относительный недостаток; это создает оптимальный для дифференциации склереид градиент концентраций;

— дифференциация склереид в некоторых участках прикамбиальной зоны флоэмы, очевидно, связана также с понижением здесь уровня ауксина; об этом свидетельствует снижение в данных участках ствола камбиальной активности, приводящее к образованию прогиба годичного кольца;

— формирование крупных толстостенных склереид способствует «утилизации» скапливающихся в близлежащих областях избыточных количеств сахарозы;

— структурные особенности коры карельской березы являются, по-видимому, следствием выработанной в пределах нормы реакции способности к созданию дополнительных резервуаров для хранения большого количества поступающих сюда продуктов фотосинтеза (обильное разрастание паренхимы), а также выведению некоторой их части из обмена (отложение толстых оболочек каменистых клеток);

— исходя из сходства морфогенетических преобразований флоэмы на первых этапах формирования многих аномальных стволов можно предположить, что общий принцип рассмотренных структурных модификаций коры имеет общебиологическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева А. И. Диагностические признаки древесины карельской березы // Лесн. журн. 1962. № 3. С. 33—37.

Багаев С. Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // Лесн. журн. 1963. № 6. С. 20—22.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 184 с.

Зуихина С. П. Микроструктурные изменения во вторичной ксилеме и флоэме клена белого при формировании текстуры древесины «птичий глаз» // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1976. Вып. 83. С. 212—215.

Зуихина С. П., Коровин В. В. Строение аномальной древесины представителей рода *Acer* L. // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования. Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1983. Вып. 148. С. 148—151.

Колесниченко В. М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Вороиеж, 1985. 22 с.

Коровин В. В. Особенности строения березовых капов // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 11. С. 1575—1584.

Коровин В. В. Общее в строении аномальных древесин // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 4. С. 472—476.

Коровин В. В. Морфолого-анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 6. С. 739—749.

Коровин В. В., Зуихина С. П. Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы, ольхи // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1985. № 8. С. 68—73.

Коровин В. В., Зуихина С. П. Норма и аномалия в морфогенезе древесных растений // Современные методы выращивания древесных насаждений на селекционно-генетической основе. Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1989а. Вып. 211. С. 14—19.

Коровин В. В., Зуихина С. П. Регуляция камбиальной активности при формировании аномальных древесин // Там же. 1989б. С. 41—44.

Косиченко Н. Е., Попов В. К., Ломовских Ю. А. Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. 1980. № 6. С. 36—45.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 580 с.

Любавская А. Я. Селекция и разведение карельской березы. М., 1966. 124 с.

Любавская А. Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Тр. Ин-та экологии раст. и животных УНЦ АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 53—59.

Любавская А. Я. Карельская береза. М., 1978. 158 с.

Махнев А. К. Формы березы в лесах Припышминского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика // Внутривидовая изменчивость древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1965. Вып. 47. С. 41—58.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., 1962. 487 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961. 282 с.

Allen J. R., Baker D. A. Free tryptophane and indole-3-acetic acid levels in the leaves and vascular pathways of *Ricinus communis* L. // Planta. 1980. Vol. 148. N 1. P. 69—74.

Al-Talib K. N., Torrey J. G. Sclereid distribution in the leaves of *Pseudotsuga* under natural and experimental conditions // Amer. J. Bot. 1961. Vol. 48. N 1. P. 71—79.

Beslow D. T., Rier J. P. Sucrose concentration and xylem regeneration in *Coleus internodes* in vitro // Plant Cell Physiol. 1969. Vol. 10. N 1. P. 69—77.

Bloch R. Wound healing in higher plants // Bot. Rev. 1941. N 7. P. 110—146.

Fadia V. P., Mehta A. R. Tissue culture studies on cucurbits: the effect of NAA, sucrose, and kinetin on tracheal differentiation in *Cucumis* tissues cultured in vitro // Phytomorphology. 1973. Vol. 23. N 3. P. 212—215.

Foard D. E. An experimental study of sclereid development in the leaf of *Camellia japonica* // Plant Physiol. 1958. Vol. 33. Suppl. 41 p.

Foard D. E. Pattern and control of sclereid formation in the leaf of *Camellia japonica* // Nature. 1959. Vol. 184. N 4699. P. 1663—1664.

Fosket D. E. Hormonal control of morphogenesis in cultured tissues // Plant growth substances. Berlin; Heidelberg; New York, 1980. P. 362—369.

Jacobs W. P. Plant hormones and plant development. Cambridge, 1979.

Mitchison G. J. A model for vein formation in higher plants // Proc. Roy. Soc. London. 1980. Vol. B207. P. 79—109.

Morris D. A. Transport of exogenous auxin in two-branched dwarf pea seedlings (*Pisum sativum* L.) // Planta. 1977. Vol. 136. N 1. P. 91—96.

Morris D. A., Kadir G. O. Pathways of auxin transport in the intact pea seedling (*Pisum sativum* L.) // Planta. 1972. Vol. 107. N 2. P. 171—182.

Rao A. N. Effect of injury on the foliar sclereid development in *Fagraea fragrans* // Experientia. 1969. Vol. 25. N 8. P. 884—885.
Rao A. N., Singarayar M. Controlled differentiation of foliar sclereids in *Fagrae fragrans* // Experientia. 1968. Vol. 24. N 3. P. 298—299.
Rao A. N., Vaz S. J. Morphogenesis of foliar sclereids. II. Effect of experimental wounds on leaf sclereid development and distribution in *Fagraea fragrans* // J. Singapore Acad. Sci. 1970. Vol. 1. N 1. P. 1—7.
Roth I. Structural patterns of tropical barks. Berlin; Stuttgart, 1981. 606 p.
Sachs T. The control of the patterned differentiation of vascular tissues // Advances in Botanical Research. 1981. Vol. 9. N 2. P. 151—262.
Sachs T. Axiality and polarity in vascular plants // Positional controls in plant development. Cambridge, 1984. P. 193—224.
Savidge R. A., Wareing P. F. Plant-growth regulators and the differentiation of vascular elements // Xylem cell development. Tunbridge Wells, 1981. P. 192—235.
Sheldrake A. R. Auxin in the cambium and its differentiating derivatives // J. Experiment. Bot. 1971. Vol. 22. N 72. P. 735—740.
Sheldrake A. R., Northcote D. H. The production of auxin by tobacco internode tissues // New Phytologist. 1968. Vol. 67. N 1. P. 1—13.
Warren Wilson J. The position of regenerating cambia: auxin/sucrose ratio and the gradient induction hypothesis // Proc. Roy. Soc. London. 1978. Vol. B203. P. 153—176.
Warren Wilson J. A control system for initiation and maintaining polarity // Ann. Bot. 1980. Vol. 46. N 6. P. 701—711.
Warren Wilson J. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration // Positional controls in plant development. Cambridge, 1984. P. 225—280.
Warren Wilson J., Roberts L. W., Gresshoff P. M., Dircks S. J. Tracheary element differentiation induced in isolated cylinders of lettuce pith: a bipolar gradient technique // Ann. Bot. 1982. Vol. 50. N 5. P. 605—614.
Wetmore R. H., De Maggio A. E., Rier J. P. Contemporary outlook on the differentiation of vascular tissues // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. N 3. P. 203—217.
Wetmore R. H., Rier J. P. Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 5. P. 410—429.
Zamski E., Wareing P. F. Vertical and radial movement of auxin in young sycamore plants // New Phytologist. 1974. Vol. 73. N 1. P. 61—69.

Институт леса
Карельского научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 29 XI 1996

SUMMARY

The pattern of sclereid differentiation in the bark of different forms of *Betula pendula* Roth in the course of stem tissues normal ontogenetic development and during their regeneration after mechanical injury is considered. The supposition is made that sclereid differentiation is induced by defined auxin and sucrose concentrations. Proceed from this different models of bark tissue sclerification are discussed. The conclusion is drawn that the appearance of the sclereids in pericambial zone of phloem as well as the formation of wide abnormal rays is apparently connected with the accumulation of excess amount of assimilates in certain parts of conducting phloem.

УДК 582.831.6 (571. 1/5) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© Е. М. Лях

РОД *MYRICARIA* (*TAMARICACEAE*) В СИБИРИ

E. M. LYAKH. THE GENUS *MYRICARIA* (*TAMARICACEAE*) IN SIBERIA

Установлено, что род *Myricaria* представлен на указанной территории 2 видами. Уточнено распространение видов, для *M. bracteata* указано новое местообитание в Западном Саяне.

Мирикария — кустарник, занимающий исключительно песчаные и галечниковые долины рек в южных районах Сибири (Алтай, Тува, Забайкалье, Восточный и Западный Саян). До настоящего времени нет единого представления о числе растущих в Сибири видов рода *Myricaria*, их таксономических признаках, не изучена их внутривидовая изменчивость. Это является первым препятствием, с которым приходится сталкиваться при изучении растений в природе и при решении проблем интродукции.

Во «Флоре СССР» С. Г. Горшкова (1949) приводит для Сибири 4 вида.

Секция *Renantherae* Niedenzu.

Ряд 1. *Germanicae* Gorschk. — Листья мелкие, 2—4(9) мм дл., 0.5—1.0 мм шир., островатые, в основании более или менее расширенные; цветоносные кисти большей частью густые.

Myricaria squamosa Desv., *M. alopecuroides* Schrenk.

Ряд 2. *Dahuricae* Gorschk. — Листья крупные, 0.4—1.5 см дл., 1—3 мм шир., тупо заостренные или острые, в основании суженные.

Myricaria longifolia (Willd.) Ehrenb., *M. dahurica* (Willd.) Ehrenb.

Основным отличительным признаком «мелколистных» видов Горшкова (1949) считает расположение цветочных кистей, а именно: у *M. alopecuroides* кисти верхушечные (редко боковые), а у *M. squamosa* — боковые. У основания цветочных кистей *M. squamosa* отмечены многочисленные чешуйки, из-за которых, по-видимому, этот вид и получил свое название. Кроме того, в качестве важного признака Горшкова (1949) приводит строение прицветников. У *M. alopecuroides* прицветники широкояйцевидные или широкоовальные, в основании с широкими пленчатыми, выгрызенно-зубчатыми краями, в верхней части с вытянутыми отогнутыми остриями; у *M. squamosa* — яйцевидно-эллиптические, тупые, широкие.

С. С. Иконников (1979), П. Н. Овчинников (1981), Т. И. Цукерваник (1983) также главными диагностическими признаками считают расположение цветочных кистей (боковые кисти — *M. squamosa*, верхушечные — *M. bracteata*) и форму прицветников.

Нами был изучен гербарный материал из Алтая, Тувы, Забайкалья и Западного Саяна: 17 популяций *M. bracteata* Royle (*M. alopecuroides* Schrenk) и 12 популяций *M. longifolia*, а также растения, выращенные в интродукционном питомнике из 3 популяций *M. bracteata* и *M. longifolia*.

Сравнительное изучение *M. bracteata* на живом материале в маточнике интродукционного питомника и в природе позволяет дополнить морфологическую характеристику этого вида следующими признаками. У *M. bracteata* имеются как верхушечные цветочные кисти, образующиеся на концах побегов текущего года, так и боковые, формирующиеся на побегах прошлого года. Соответственно и прицветники на верхушечных и боковых кистях у *M. bracteata* имеют различное строение. Прицветники на верхушечных кистях широкоромбические, с вытянутыми остриями и выгрызенно-зубчатыми краями. Прицветники боковых кистей широкояйцевидные или широкоромбические, по краям широкопленчатые, коротко заостренные или туповатые. А. В. Скворцова (1960) отмечала, что у *M. alopecuroides* чешуйки у основания боковых цветочных кистей развиты в такой же степени, как у *M. squamosa*. Неполнота морфологических характеристик в определителях объясняется тем, что растения в большинстве случаев изучаются лишь по гербарным материалам.

В результате наших наблюдений, а также проведенного анализа гербарных материалов и литературных источников мы считаем, что растения, приведенные Горшковой (1949) как *M. squamosa* для Сибири, в действительности относятся к *M. bracteata*.

Относительно ареалов этих 2 видов также существуют различные мнения. Е. Г. Бобров (1967 : 930) не приводит *M. squamosa* для Сибири, указывая область распространения: «Средняя Азия, только в восточных областях». Во «Флоре Средней Сибири» М. Г. Попов (1957 : 436) пишет: «Совершенно напрасно „Флора СССР" (т. XV, с. 325, 326) приводит для Даурии еще два западных вида: *M. alopecuroides* (Кавказ; Тянь-Шань; Алтай) и *M. squamosa* — вид вообще сомнительный; они у нас отсутствуют». М. Э. Кирпичников (1975) отмечает справедливость высказывания Попова и указывает на отсутствие этих видов в Забайкалье. В. И. Курбатский (1977 : 23) приводит *M. bracteata* (*M. alopecuroides*) как редкое растение для Западного Саяна: «Известно только 1 местонахождение. Зап. Саян.: галечниковый берег в долине р. Большой Анзас (приток р. Аны) (Ревердатто). Герб. им. П. Н. Крылова». Мы обнаружили во время экспедиции в 1987 г. вторую популяцию *M. bracteata*, удаленную на восток от основного ареала вида, на галечниковом берегу в долине р. Оны, вблизи устья р. Большой Он.

M. squamosa в Красноярском крае не встречается. И. Ю. Коропачинский (1983) приводит 1 вид — *M. bracteata*, а такие названия, как *M. alopecuroides* и *M. squamosa*, представлены в качестве синонимов. Иконников (1979) и Цукерваник (1983) указывают области распространения *M. squamosa*: Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памиро-Алай, в среднем и верхнем поясах гор на высоте 2500—4000 м над ур. м. Прилегающие к Алтаю хребты Саур и Тарбагатай как область распространения этого вида не приводятся.

Специального изучения *M. squamosa* мы не проводили, так как не имели возможности просмотра типовых образцов (они находятся в Париже) и у нас нет достоверного гербарного материала с места описания — вид «описан с „Востока"» (Горшкова, 1949 : 326). Возможно, *M. squamosa* только среднеазиатский вид, для Сибири мы его не приводим.

«Крупнолистные» виды рода (*M. longifolia* и *M. dahurica*) Горшкова (1949) различает по следующим признакам:

M. longifolia. Листья ланцетно-линейные или линейные, 0.4—1.5 см дл., 1.0—1.5 мм шир.; кисти верхушечные, большей частью редкие. Прицветники овально-продолговатые, с узкими заостренными верхушками.

M. dahurica. Листья продолговато-яйцевидные, продолговатые или линейно-продолговатые, 0.4—1.0 см дл., 1—3 мм шир.; кисти боковые, редко верхушечные, густые. Прицветники ромбические или яйцевидно-продолговатые.

Бобров (1967) предлагает различать эти виды, как различали их К. Ф. Ледебур, Н. С. Турчанинов. Бобров упоминает о том, что Турчанинов сам собирал оба вида на р. Иркут в 1828 г. вблизи с. Введенское и различал более узколистную мирикарию, которую назвал *M. longifolia*, и более широколистную, которую определил как новый вид и назвал *M. latifolia* (эти растения хранятся в его гербарии). Позднее Турчанинов последнее растение не описал, так как убедился в его тождестве с ранее описанным видом *M. dahurica*. Бобров (1967) приводит такие отличительные признаки, как характер ветвления и форма листьев (*M. dahurica*: ветви почти прижаты, расположены пучками, листья в основании едва сужены; *M. longifolia*: ветви растопыренные и более длинные, листья ланцетно-линейные или линейные, узкие).

Однако существует и противоположная точка зрения. Так, Попов (1957 : 436) считает обработку рода во «Флоре СССР» неудовлетворительной и уточняет, что «это только отдельные формы роста одного вида: в высокогорьях он имеет форму *M. dahurica* — кисти развиваются (все равно на концах веточек этого года) в боковом положении, они более плотные и короткие, прицветники их шире; в низких теплых районах (например, в Селенгинской Даурии) преобладают ростовые ветви, на концах которых кисти становятся более рыхлыми». Курбатский (1977) в результате прове-

денных исследований считает, что *M. longifolia* и *M. dahurica* не могут быть приняты в качестве особых видов, так как по комплексу морфологических признаков они неразличимы, имеют единый ареал и не обнаруживают различий в экологии.

Работая с гербарным материалом, привезенным нами из Тувы и Забайкалья, мы обращали внимание на изменчивость признаков, положенных в основу выделения видов рода *Myricaria*: расположение цветочных кистей, размер и форма листьев, характер ветвления, особенности строения прицветных чешуй. В результате изучения гербария и наблюдений в природе выяснилось, что расположение цветочных кистей (боковые кисти — верхушечные кисти) не может быть диагностическим признаком, так как в одной популяции встречаются растения только с боковыми кистями, только с верхушечными, а также с теми и другими одновременно. Соответственно прицветники имеют разную форму. Предварительная статистическая обработка этих признаков показала, что они обладают большим полиморфизмом. Таким образом, *M. longifolia* и *M. dahurica* по комплексу морфологических признаков неразличимы, имеют единый ареал и не обнаруживают различий в экологических особенностях. Все отмеченное выше позволяет нам считать эти виды синонимами.

Таким образом, мы приводим для Сибири 2 вида рода *Myricaria*; распространение дано по «Флоре Сибири» (Лях, 1996).

Секция *Myricaria* Niedenzu, 1895 in Engl. u. Prantl. Pflanzenfam. III, 6 : 296.

Ряд 1. *Germanicae* Gorschk. ex Bobr. 1967, Бот. журн. 52, 7 : 928; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 323, descr. ross.

1. *Myricaria bracteata* Royle, 1834, Ill. Bot. Himal. Mts. 2, pl. 44, f. 2; id. 1835, Ill. Bot. Himal. Mts. 1 : 214. — *M. macrostachya* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14 : 423. — *M. alopecuroides* Schrenk, 1841, in Fisch. et Mey. Enum. pl. 1 : 65. — *M. germanica* var. *bracteata* (Royle) Franch. 1883. Bot. Jahr. 2 : 967.

Описан из Западных Гималаев, «in the vicinity of Cashmere».

По долинам горных рек, на галечниках или песчаных наносах.

Зап. Сибирь: Барнаульский флористический район, Республика Алтай; Ср. Сибирь: Республика Хакасия.

Вост. Европа, Ср. Азия, Памир, Вост. Казахстан, Гималаи, Монголия.

Ряд 2. *Dahuricae* Gorschk. ex Bobr. 1967, Бот. журн. 52, 7 : 930; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 326, descr. ross.

2. *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb. 1827, Linnaea, 2 : 279. — *Tamarix longifolia* Willd. 1816, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1812—1813 : 85. — *Myricaria longifolia* α. *typica* Maxim. 1889, Enum. Pl. Mong. : 113, tab. 9, f. 10—14. — *M. dahurica* (Willd.) Ehrenb. 1827, Linnaea, 2 : 278. — *Tamarix dahurica* Willd. 1816, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1812—1813 : 85.

Описан из Сибири, «in Sibirien jenseits des Baical-Sees».

На галечниковых и каменистых берегах горных рек, поднимается до верхней границы леса.

Зап. Сибирь: Республика Алтай; Ср. Сибирь: Республика Хакасия, Верхнеенисейский флористический район, Республика Тува; Вост. Сибирь: Ангаро-Саянский флористический район, Республика Бурятия, Даурия.

Монголия.

Необходимо дальнейшее изучение изменчивости этих видов на популяционном уровне в природе и в культуре.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-50177).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Обзор рода *Myricaria* Desv. и его история // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 924—936.

Горшкова С. Г. Род Мирикария — *Myricaria* Desv. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 321—327.

Иконников С. С. Род 2. *Myricaria* Desv. — Мирикария // Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. С. 254.

Кирпичников М. Э. Сем. *Tamaricaceae* Lindl. // Флора Забайкалья. Л., 1975. Вып. 7. С. 697—698.

Коропачинский И. Ю. Род *Myricaria* Desv. — мирикария // Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. С. 286—287.

Курбатский И. В. Сем. *Tamaricaceae* // Флора Красноярского края. Томск, 1977. Вып. 7. С. 23—24.

Лях Е. М. 3. *Myricaria* Desv. — Мирикария // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 80—82.

Овчинников П. Н. Род 560(3). Мирикария — *Myricaria* Desv. // Флора Таджикской ССР. Л., 1981. С. 581—585.

Попов М. Г. Семейство *Tamaricaceae* Lindl. // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 434—436.

Скворцова А. В. Изучение древесно-кустарниковых пород в Центральном Сибирском ботаническом саду СО АН СССР для нужд озеленения // Озеленение городов Западной Сибири. Новосибирск, 1960. С. 91—99.

Цукерваник Т. И. Род 619(4). *Myricaria* Desv. — Мирикария // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 125—127.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 25 IV 1996

SUMMARY

It has been found that the genus *Myricaria* is represented by two species in the mentioned area. Distribution of the species has been specified and a new habitat for *Myricaria bracteata* in West Sayan is recorded.

УДК 581.55 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© Н. В. Пешкова, Н. И. Андреяшкина

ЦЕНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЛОТНОСТИ СТЕБЛЕСТОЯ *CALAMAGROSTIS LANGSDORFFII* (*POACEAE*) НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

N. V. PESHKOVA, N. I. ANDREYASHKINA. COENOLOGICAL ANALYSIS OF THE TILLERS NUMBER OF *CALAMAGROSTIS LANGSDORFFII* (*POACEAE*) IN THE SOUTHERN YAMAL

На примере вейника Лангсдорфа, основного ценозообразователя пойменных лугов Субарктики, показана регуляторная роль плотности стеблестоя при разных уровнях продуктивности и в сообществах разной структуры.

Как известно (Бигон и др., 1989), наиболее сильные ограничения уровня продуктивности наземных сообществ обусловлены абиотическими факторами. Влияние этих факторов усиливается или ослабляется погодными условиями, которые однозначно и в общем можно определить как «благоприятные» или «неблагоприятные», отличающие «высокопродуктивный» год от «низкопродуктивного».

Важнейший из биотических факторов, определяющих уровень продуктивности сообщества, — плотность популяции вида-доминанта. Вопрос о том, «каким образом диапазон популяционных колебаний численности меняется при переходе от простых сообществ к сложным» (Бигон и др., 1989 : 339), поставленный в общем плане, может быть адресован и фитоценологам. При этом попытки ответить на него должны быть основаны на анализе не одной только плотности, но и мощности побегов и надземной биомассы в серии сообществ усложняющейся структуры с таким доминирующим видом, который в районе исследований представлен также чистыми зарослями.

Материал и методика

Луговые сообщества, сформированные исключительно или преимущественно вейником Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin., были обследованы в пойме р. Хадыты на Южном Ямале (Ямало-гыданско-западнотаймырская подпровинция субарктических тундр — Александрова, 1977). Поскольку в настоящей статье в центре внимания находится вейник, укажем лишь набор его содоминантов в разнотравно-вейниковых сообществах: вероника *Veronica septentrionalis* Boriss., кипрей *Chamerion angustifolium* (L.) Scop., подмаренник *Galium boreale* L., синюха *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult., чемерица *Veratrum lobelianum* Bernh., чихотная трава *Ptarmica* sp. В роли содоминанта вейника на каждом из участков выступает какой-либо один (реже два) из вышеназванных видов; весь репрезентативный для района исследований типологический спектр, как того требовали задачи анализа, рассматривается в обобщенном виде. Таким образом, материал сгруппирован в серии «чистые заросли вейника» (6 участков в 1984 г., 7 участков в 1987 г.) и «разнотравно-вейниковые сообщества» (10 и 16 участков соответственно).

Все участки отвечали условию «полного покрытия» — максимальной градации (90—100 %) 10-балльной шкалы оценки проективного покрытия растительного покрова (Шенников, 1964). Такой подбор участков обеспечивал выровненность материала по одному из основных показателей и приближение оценок уровня продуктивности к верхнему пределу, обусловленному абиотическими факторами (включая погодные условия).

Число учетных площадок по 0.1 м² на отдельных участках — от 25 до 93. Независимо от структуры сообщества на каждой площадке подсчитывали число побегов вейника и определяли их воздушно-сухую массу. На разнотравно-вейниковых лугах была вторая подлежащая учету фракция — надземная биомасса разнотравья, определяемая также на каждой учетной площадке. Для более точной оценки доли этих основных компонентов в общем запасе надземной биомассы сообщества были также учтены (но только методом «сборного образца») виды, представленные как незначительная примесь (хвощ полевой, княженика, мелкодерновинные злаки).

Данные обработаны статистически и представлены в основном в графической форме (последовательность участков внутри каждой из четырех серий соответствует возрастающим рядам средней плотности стеблестоя вейника). Размах изменчивости плотности стеблестоя и надземной биомассы вейника оценивали в пределах отдельных участков как соотношение лимитов (max/min), затем выводили средние значения для каждой серии участков. Во избежание искажения оценки мощности побегов вейника за счет двойного (по каждой площадке и каждому участку) округления она была рассчитана по суммарным для серии показателям и выражена как средняя масса 10 побегов, поскольку точность взвешивания (0.1 г) образцов не позволяет рассматривать массу одного побега.

Чтобы выяснить, какие связи между признаками характерны в общем для разнотравно-вейниковых сообществ, были рассчитаны значения коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s). Этот показатель позволяет (Рокицкий, 1967) работать с рядами, составленными из средних значений, и не требует большого числа

вариант. Существенно то, что благодаря включению в расчеты именно средних величин на результатах не отражается варьирование признаков в пределах отдельных участков.

Результаты и их обсуждение

Подобно тому как иногда при оценке емкости конкретного экотопа ограничиваются данными по максимальной плотности популяции (Silvertown, 1982), о разногодичной изменчивости емкости среды на климатически однородной территории можно судить по усредненным оценкам плотности травостоев наивысшей градации сомкнутости. Чистые заросли при этом показывают размах изменчивости, смешанные сообщества с доминированием того же вида — лишь ее направленность (табл. 1), так как ценотический контроль в какой-то мере стабилизирует плотность стеблестоя.

В зависимости от температуры воздуха максимальный суточный прирост побегов вейника Лангсдорфа в низовьях р. Оби колеблется от 2.9 (Скулкин, 1992) до 8 см (Рождественский, 1992). Однако этот показатель не может не варьировать и под влиянием плотности стеблестоя при одних и тех же погодных условиях. При одинаковом для разных сообществ в разные годы классовом интервале (30 побегов/0.1 м^2) вариационный ряд плотности стеблестоя в высокопродуктивном году длиннее по сравнению с низкопродуктивным (рис. 1, *А*, *Б*).

На рис. 1 видно (при попарном сравнении), как распределяется по одним и тем же классам и при почти равных средних значениях плотность стеблестоя вейника в чистых зарослях и в сообществах с содоминированием одного из видов разнотравья (подмаренник, чихотная трава) в высокопродуктивный (1984) и низкопродуктивный (1987) годы. Во-первых, следует иметь в виду, что тип распределения — индивидуальная характеристика участка, и можно говорить лишь об относительном сходстве или различии. Даже в случае предельно выраженной типологической идентичности (чистые заросли) в один и тот же год (т. е. при одинаковых погодных условиях), при одной и той же степени проективного покрытия от участка к участку варьируют и средние значения плотности стеблестоя, и соотношение частот классов. Во-вторых, при близких средних в сообществах более сложной по сравнению с чистыми зарослями структуры различия в характере распределения плотности стеблестоя вейника могут быть обусловлены и эдификаторной ролью содоминирующего вида разнотравья. Если учесть, что *Galium boreale* — эдификатор слабый, а *Ptarmica* sp. — сильный, глазомерная оценка гистограмм становится более осмысленной (рис. 1).

ТАБЛИЦА 1

Средние популяционные характеристики вейника Лангсдорфа и их изменчивость

Показатель	Чистые заросли вейника			Разнотравно-вейниковые сообщества		
	1984 г.	1987 г.	$И_{отн}$, %	1984 г.	1987 г.	$И_{отн}$, %
Плотность стеблестоя (число побегов), шт./0.1 м^2	122.1	74.0	60.6	92.1	86.4	93.8
max/min	4.1	7.4	180.5	4.9	5.4	110.2
Надземная биомасса, г/0.1 м^2	50.6	22.5	44.5	36.9	19.5	52.8
max/min	5.0	11.1	222.0	5.2	7.8	150.0
Масса 10 побегов, г	4.1	4.1	95.1	3.9	2.3	56.0

Примечание. $И_{отн}$ — относительная характеристика различной изменчивости (показатели 1987 г. в процентах от показателей 1984 г.).

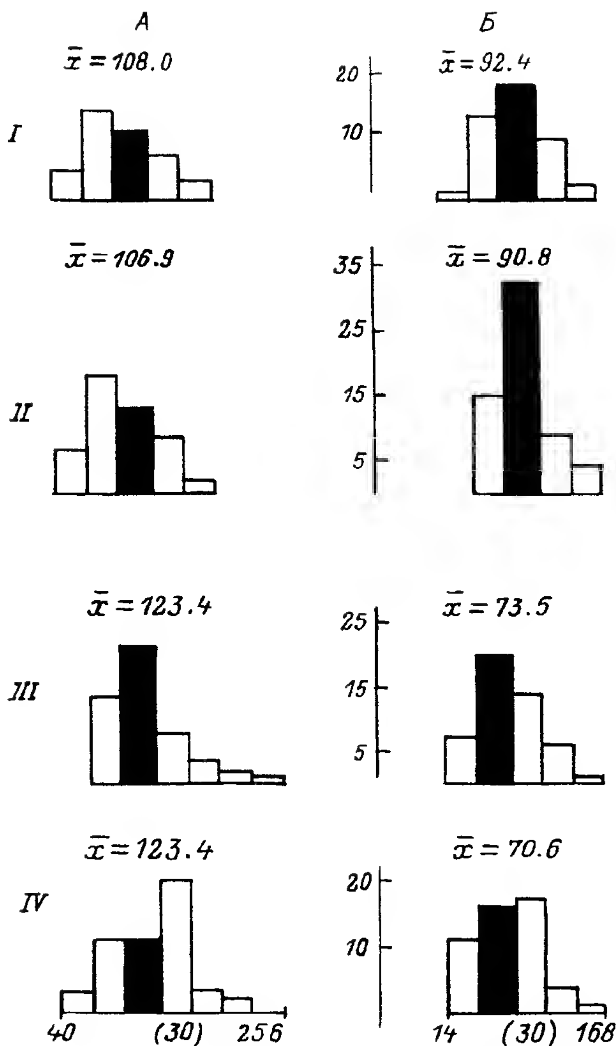


Рис. 1. Гистограммы распределения плотности стеблестоя вейника Лангсдорфа.

I, *III* — чистые заросли; *II* — подмаренниково-вейниковое сообщество; *IV* — разнотравно (с *Ptarmica* sp.)-вейниковое сообщество. *А* — 1984 г., *Б* — 1987 г. По оси ординат — число учетных площадок; по оси абсцисс — число побегов на 1 уч. площадке.

На рис. 2 и 3 (звездочками на них помечены участки, рассмотренные на рис. 1) показана стабилизирующая роль ценотического контроля. Если при переходе от высокопродуктивного года к низкопродуктивному в чистых зарослях вейника (популяционный и экотопический контроль!) спектр средних значений плотности стеблестоя сдвинулся очень существенно (рис. 2), то в разнотравно-вейниковых сообществах он лишь слегка расширился (рис. 3). Вместе с тем под влиянием ценотического контроля в менее благоприятной погодной обстановке резко уменьшается средняя мощность побегов (табл. 1, $И_{отн}$), в чистых зарослях едва заметно изменившаяся в том же направлении.

Вывод о большей выровненности вейниковых травостоев в высокопродуктивные годы, сделанный для исследуемого района по материалам 1970-х годов (Пешкова,

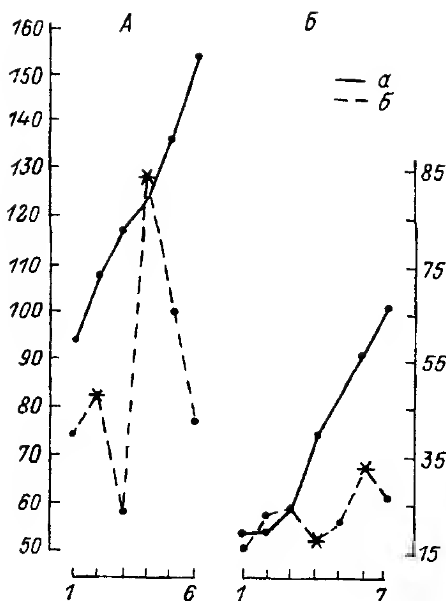


Рис. 2. Соотношение плотности стеблестоя (*а*) и надземной биомассы (*б*) вейника Лангсдорфа в чистых зарослях.

А — 1984 г., *Б* — 1987 г. По осям ординат: слева — число побегов, шт./0.1 м^2: справа — надземная биомасса, г/0.1 м^2. По осям абсцисс — номера участков.

1982), подтверждается и рассматриваемыми здесь данными (табл. 1). В неблагоприятном году, при меньших средних показателях плотности стеблестоя и надземной биомассы, размах изменчивости увеличивается, достигая бóльших значений в чистых зарослях. Регуляторная по отношению к уровню продуктивности роль плотности стеблестоя особенно четко выступает при сравнении сообществ разной структуры: при благоприятных погодных условиях вегетационного периода стеблестой вейника гуще в чистых зарослях, при неблагоприятных — в разнотравно-вейниковых сообществах.

Соотношение плотности стеблестоя и надземной биомассы вейника в чистых зарослях и разнотравно-вейниковых сообществах, выраженное графически (рис. 2, 3), побудило нас проверить, действительно ли между внутрисерийными средними нет связи. Коэффициенты ранговой корреляции (табл. 2) подтвердили справедливость этого на первый взгляд странного предположения — ведь в пределах отдельных участков в разные годы неизменно проявляется связь величины надземной биомассы вейника с плотностью его стеблестоя (Пешкова, 1982, 1987). Обнаружение связи между другими средними показателями (табл. 2) говорит об адекватной нашим задачам разрешающей способности метода ранговой корреляции.

Действительно, за парой признаков «плотность стеблестоя — надземная биомасса» всегда стоит третий — «мощность побегов». Именно этот признак, зависящий от емкости экотопа и определяющий различия в уровнях продуктивности даже при одинаковой плотности стеблестоя, приобретает решающее значение при сравнении участков в один и тот же год.

Обшая картина различий между высокопродуктивным (1984) и низкопродуктивным (1987) годами (рис. 4) показывает изменение «поведения» вейника. В благоприятных погодных условиях он формирует во всех сообществах примерно одинаковую ($x = 72.5$ % при размахе 68.4—76.6 %) долю запаса их надземной биомассы. Неблагоприятные условия приводят к снижению его доли ($x = 63.8$ %) при высоком варьировании ее от участка к участку (32.4—90.4 %), хотя средняя плотность стеблестоя вейника осталась почти неизменной (табл. 1).

Если связь между запасами надземной биомассы вейника и разнотравья, проявившаяся в столь контрастные годы (табл. 2), может быть отнесена к числу системообразующих признаков, то собственно регуляторные механизмы, эту связь поддерживающие, — не одни и те же в разные годы. Благоприятный для вейника 1984 г. (Пешкова, 1987) и характеризовавшийся резким снижением его продуктивности 1987 г. (Скулкин, 1992) несомненно различались соотношением роли абиотических и ценотических факторов контроля. Практически одинаковая для всего типологического спектра сообществ доля вейника в 1984 г., возможно, «задана» условиями среды, а структура сообщества в высокопродуктивный год может отражать оптимальное соотношение компонентов. Не случайно, по-видимому, в 1987 г., неблагоприятном для вейника, так заметно усилилась роль особенностей конкретных экотопов и

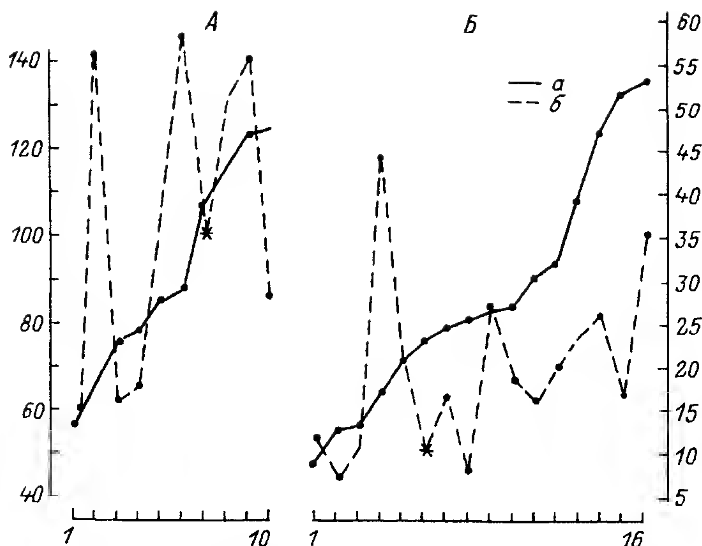


Рис. 3. Соотношение плотности стеблестоя (*а*) и надземной биомассы (*б*) вейника Лангсдорфа в разнотравно-вейниковых сообществах.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

состава ценообразователей: соотношение биомассы вейника и разнотравья от участка к участку менялось весьма существенно. Примечательно, что общесерийные средние значения доли разнотравья почти не различались (25.3 % в 1984 г., 25.8 % — в 1987 г.), но возросла (с 2.2 до 10.4 %) доля тех компонентов, которые учитывались методом «сборного образца» и к числу основных ценообразователей не относятся.

При погодной обусловленности уменьшения емкости экотопов общий уровень продуктивности сообществ обнаружил положительную связь с долей вейника и отрицательную — с долей разнотравья. Функция вейника как основного доминанта,

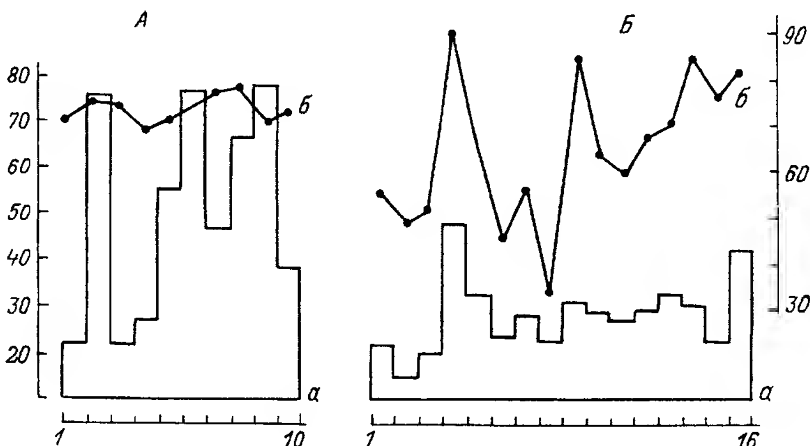


Рис. 4. Соотношение надземной биомассы (*а*) разнотравно-вейниковых сообществ и доли вейника (*б*) в ней.

А — 1984 г., *Б* — 1987 г. По осям ординат: слева — надземная биомасса сообществ, г/0.1 м^2: справа — доля вейника в ней, %. По осям абсцисс — номера участков.

ТАБЛИЦА 2

Значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) для двух серий разнотравно-вейниковых сообществ

Пары показателей	1984 г.	1987 г.
ПС вейника — НБ вейника	0.18	0.43
НБ вейника — НБ разнотравья	0.93*	0.78*
Доля НБ вейника — НБ сообщества	0.53	0.94*
Доля НБ разнотравья — НБ сообщества	0.09	−0.62*
ПС вейника — НБ сообщества	0.40	0.56**
МП вейника — НБ сообщества	0.47	0.72*

Примечание. НБ — надземная биомасса, ПС — плотность стеблестоя, МП — мощность побегов; «*» — $p < 0.01$, «**» — $p < 0.05$.

определяющего и в неблагоприятных условиях общую надземную биомассу сообщества, отражена в положительной связи этой величины с популяционными характеристиками вейника — плотностью стеблестоя, мощностью побегов.

Заключение

Приведенные данные четко показывают, что в сообществах разной структуры в роли регулятора уровня продуктивности выступают не одни и те же популяционные характеристики. Уровень продуктивности вейника Лангсдорфа как ценообразователя чистых зарослей и доминанта разнотравно-вейниковых сообществ в неблагоприятном по погодным условиям году примерно вдвое ниже, чем в благоприятном. Однако такое изменение уровня продуктивности происходит либо при практически неизменной средней мощности побегов (чистые заросли), либо при квазистабильной средней плотности стеблестоя (разнотравно-вейниковые сообщества). Различия между чистыми зарослями и разнотравно-вейниковыми сообществами как по плотности стеблестоя, так и по надземной биомассе вейника значительно больше в высокопродуктивном году, когда средний уровень продуктивности (вейник; вейник + разнотравье) был одинаковым (50.6 г/0.1 м^2) для обеих серий участков. Видимо, эта величина представляла собой предел, определяемый погодными условиями, одинаковый для сообществ разной структуры. Неблагоприятные погодные условия, напротив, показывают преимущества сообществ более сложной структуры: по сравнению с 1984 г. в 1987 г. уровень продуктивности разнотравно-вейниковых сообществ составил 57.3 %, а чистых зарослей вейника Лангсдорфа — только 44.5 %. Если плотность стеблестоя вейника в чистых зарослях считать «эталонной» для территории, то почти одинаковые, но разнонаправленные отклонения от этого среднего значения, которые отмечены в разнотравно-вейниковых сообществах (−14.6 % в 1984 г., +16.2 % в 1987 г.), дают примерную оценку регуляторной роли плотности стеблестоя доминанта по отношению к уровню продуктивности сообщества в оптимальные и пессимальные годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л., 1977. Т. 29. 188 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Пешкова Н. В. Изменчивость продуктивности вейника Лангсдорфа на Южном Ямале и в низовьях Оби // Экология. 1982. № 6. С. 25—31.
Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск, 1987. 136 с.
Рождественский Ю. Ф. Растительные группировки пойменных лугов нижнего отрезка Оби и краткая характеристика доминирующих видов растений // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург, 1992. С. 46—63.
Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. 2-е перераб. изд. Минск, 1967. 328 с.
Скулкин И. М. Продуктивность пойменных лугов и ее динамика // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург, 1992. С. 76—91.
Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
Silvertown J. W. Introduction to plant population ecology. London; New York, 1982. 209 p.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН
Екатеринбург

Получено 13 II 1997

SUMMARY

With special reference to *Calamagrostis langsdorffii*, the main coenosis-forming species of the Subarctic floodplain meadows, regulatory role of the tiller density at different productivity levels and in the communities of different structure has been shown.

УДК 581.524 | Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© **Т. О. Салтыковская**

К ВОПРОСУ ОБ ОТНЕСЕНИИ СФАГНОВЫХ СОСНЯКОВ К ЛЕСНОМУ ИЛИ БОЛОТНОМУ ТИПУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

T. O. SALTYKOVSKAYA. ON THE PROBLEM OF CLASSIFYING BOG MOSS PINE FOREST OR BOG TYPE OF VEGETATION

Обсуждаются возможные критерии отнесения сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности. Показано, что мощность торфа не является надежным признаком для разграничения леса и болота. На основе различий экотопических, флористических и морфологических признаков сфагновых сосняков и сообществ с сосной болотных экологических форм сообщества экотопической системы ассоциаций сосняк кустарничково-сфагновый отнесены к лесному типу растительности.

Сообщества сфагновых сосняков занимают промежуточное положение между экосистемами леса и болота; топологически они часто располагаются в переходной полосе, на окрайках болот. Объектом исследования являются насаждения, которые мы объединяем в экотопическую систему ассоциаций (тип леса) сосняк кустарничково-сфагновый (Герасименко и др., 1997). Это сообщества с хорошо развитым древесным ярусом сосны, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминирует группа кустарничков — *Vaccinium myrtillus*,[1] *V. uliginosum, Ledum palustre*. В мохово-лишайниковом ярусе группа сфагновых мхов (*Sphagnum angustifolium, S. magellanicum, S. russowii, S. nemoreum*) господствует или согосподствует с зелеными мхами (*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum*). В небольшой примеси встречаются *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre*. Довольно постоянны *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Зеленые мхи и лишайники приурочены к приствололовым повышениям, пням, валежу. Экотопическая система ассоциаций представлена ассоциацией собственно демутационной (одновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый), кли-

[1] Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

максовой ассоциацией (разновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый) и ассоциациями постдеструкционных стадий. Последние образуют 2 ассоциации (асс.): асс. сосняк вересково-сфагновый характеризуется сильно поврежденным древостоем, сквозистостью 70—90 % и преобладанием *Calluna vulgaris* в травяно-кустарничковом ярусе; асс. сосняк кустарничково-политриховый характеризуется преобладанием в моховом ярусе *Polytrichum strictum.* Сообщества описаны в Ленинградской обл. и Карелии на выровненных участках водоразделов, в отрицательных элементах рельефа, в краевых частях болотных систем озерного происхождения.

Мощность торфа в изучаемых сосняках варьирует от 11 см до более 1.5 м. Формально по признаку мощности торфа эти сообщества следовало бы во многих случаях рассматривать как болотные. Граница между болотом и заболоченными землями, проводимая болотоведами по глубине торфяного слоя 30 или 50 см (Доктуровский, 1935; Дубах, 1941; Кац, 1941), является условной. Н. И. Пьявченко (1985) наиболее надежным признаком полагает связь корневых систем древесной растительности с минеральным грунтом: когда корни живых деревьев теряют такую связь и полностью размещаются в торфяной почве, следует считать, что стадия заболоченных земель сменилась стадией болота. Наряду с термином «заболоченный лес» Пьявченко (1985) обсуждает также понятие «болотный лес», под которым он понимает лесную стадию развития болота. Для нее характерны наличие древесного яруса лесного облика (достаточной сомкнутости и высоты), присутствие в напочвенном покрове болотных и отчасти лесных мезофильных растений, хорошо выраженный торфяной слой почвы (глубже 30—50 см), в котором находятся поверхностные корневые системы деревьев. Обычная производительность болотных древостоев не выше V—Va класса бонитета, но в условиях проточного водного режима и достаточного периодического дренажа она может быть и выше. Болотный лес может быть первичным, если лесной фитоценоз сохраняет за собой роль эдификатора с начальной стадии формирования болота, и вторичным, когда лесная растительность вновь возникает на безлесном болоте.

На наш взгляд, формальное разделение по мощности торфа не имеет смысла. А. А. Корчагин (1940) отмечает, что мощность торфа без знания его физико-химических и гидрологических свойств вообще дает очень мало. При одной и той же мощности торфа в зависимости от различного водного режима, физических и химических свойств торфа могут встречаться болото и лесо-болото, лесо-болото и лес. Экотопических различий, связанных с различной мощностью торфа, в описанных сообществах не было обнаружено. Линейный коэффициент корреляции мощности торфа и бонитета сосны недостоверен.

Лесоведы при классификации растительных сообществ, относя сфагновые сосняки к древесному типу растительности, редко задаются вопросом о границе леса и болота, о критериях принадлежности сообществ к той или иной группе. В качестве важнейшего аргумента в пользу отнесения сфагновых сосняков к лесному типу большинство исследователей выдвигают эдификаторную роль древесного яруса. Разделение Б. П. Колесникова (1985) сфагновых сосняков на торфянистые сосновые боры с мощностью торфяного горизонта до 40 см, где торфонакопление происходит в типично суходольных условиях, и на торфяные сосновые боры на верховых или переходных торфах мощностью 100 см и более, где связь древесной растительности с минеральным грунтом практически отсутствует, в целом соответствует разграничению между заболоченными землями и болотами. При этом он отмечает, что, хотя формально торфяные сосновые боры должны относиться к болотному типу растительности, хорошо выраженный древесный полог V—Vб класса бонитета сомкнутостью 0.3—0.7 и отсутствие признаков отмирания деревьев и вытеснения их болотной растительностью противоречат этому. В этих условиях лесная растительность устойчиво существует и не только не уступает своего господства болотной растительности, но и расширяет свою территорию за счет прилегающих участков еще не облесенных торфяников. Поэтому такие группировки следует рассматривать как лесные. Эдификаторную роль древесного яруса признает также Пьявченко (1985),

который отмечает, что «употребление термина „болотный лес" встречает иногда возражение среди ботаников, рассматривающих болото и лес как типы растительности, но если рассматривать лесное болото как экосистему, в которой лесной фитоценоз является компонентом-эдификатором, то такое возражение становится неосновательным».

Большинство авторов предлагают оценивать эдификаторную роль древесного яруса по таким морфологическим признакам, как степень сомкнутости, высота, диаметр ствола, экологическая форма сосны. Корчагин (1940) считает, что внешними показателями того, что моховой покров играет роль одного из эдификаторов, могут служить большая угнетенность древесного яруса (низкий рост, небольшой диаметр ствола) и его большая разомкнутость, при которой взаимоотношения между отдельными членами яруса сильно ослабляются или даже исчезают. Брать в качестве признака для разграничения леса и лесо-болота состав или сложение травяно-кустарничкового и мохового ярусов и мощность торфа, по его мнению, нельзя. Разграничение леса и лесо-болота следует проводить исключительно по эдифицирующей роли мохового и древесного ярусов — по характеру роста, степени сомкнутости, угнетенности деревьев. В классификации В. А. Смагина (1988) асс. Sphagnetum magno-pinosum из формации Sphagneta pinosa древесного типа болотной растительности (Paludilignosa) отличается от формации Pineta sphagnosa древесного типа растительности (где эдификаторную роль играет древесный ярус, сложенный сосной обычной формы, как правило, более 12 м выс., сомкнутостью 0.4—0.6) наличием 2 эдификаторных ярусов — древесного и мохового. Древесный ярус сложен сосной f. *uliginosa* и f. *litvinowii* 2—8 (редко 12) м выс., сомкнутостью 0.1—0.4 (редко 0.5—0.6). Ассоциация дифференцируется наличием *Andromeda polyfolia, Drosera rotundifolia* и *Sphagnum fuscum*, а группа черники представлена незначительно. В другой работе Смагин (1993) отмечает, что сочетание основных морфологических признаков (сомкнутость 0.4, высота 12 м) позволяет разграничивать ассоциации Pinetum sphagnosum и Sphagnetum magno-pinosum, так как этому сочетанию соответствуют резкие изменения видового состава сообществ. По одному же из этих признаков проводить границу очень трудно; сообщества с сомкнутостью 0.3 или 0.4 могут относиться к разным ассоциациям. Ф. В. Самбук (1932) предлагает проводить границу между формациями Pinetum и Sphagnetum по сомкнутости древесного яруса 0.2.

Заслуживает внимания также точка зрения В. Д. Лопатина (1947), который предлагает оценивать эдификаторную роль древесного яруса преимущественно по сомкнутости корневых систем, отмечая, что на болоте развивается целый ряд типов растительности, равнозначных по таксономическому значению лесному типу. Лес, представляя собой географический ландшафт, является в то же время типом растительности. Обязательной и наиболее существенной чертой леса как типа растительности является наличие эдификаторной синузии, образуемой деревьями. Влияние древесного яруса на остальную растительность очень сильное, оно сказывается не только в виде затенения кронами деревьев, но и в виде переплетения мощно развитых корневых систем, и при решении вопроса о том, где территориально кончается лесной тип растительности и начинается другой тип, необходимо учитывать не только сомкнутость крон, но и сомкнутость корневых систем. При переходе от лесного ландшафта к болотному сперва среди леса начинают попадаться фрагменты ассоциаций не лесного типа растительности; сомкнутость крон в этом случае может быть весьма значительной, но в сфере корневых систем между лесным типом и фрагментами не лесного типа конкуренции не происходит. Это уже болотный ландшафт, т. е. не лес, а лесное болото. Сосняки на болоте представлены специфическими болотными формами сосны. Pinetum sphagnosum, если он развит не на минеральном субстрате и не на осушенном болоте, является достаточно хорошо выраженным комплексным болотным ландшафтом. Автор заключает, что в пределах Голарктики лесов на болотах не существует, имеются лишь лесные болота.

На наш взгляд, для решения вопроса о том, к какому типу растительности следует относить сфагновые сосняки, следует учитывать комплекс экотопических, флорис-

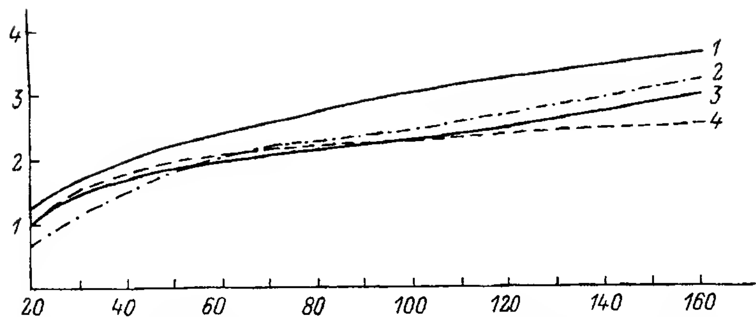


Рис. 1. Изменение бонитета сосны в сосняке кустарничково-сфагновом с возрастом.

1—4 — средние кривые изменения бонитета для 4 пробных площадок. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — бонитет, баллы.

тических и морфологических признаков сообществ. Во-первых, нами было проведено сравнение флоры описанных сфагновых сосняков с флорой пограничной асс. Sphagnetum magno-pinosum (Смагин, 1993). Для сравнения мы воспользовались данными М. С. Боч, В. А. Смагина (1993), которые делят виды болотных растений по приуроченности к экотопам на болотные, лесо-болотные, лугово-болотные, водно-болотные, водные, луговые-прибрежные, лесные, а по верности экотопу — на случайные (1 балл), индифферентные (2), встречающиеся везде, но оптимально развитые на болоте (3), предпочитающие болото (4), встречающиеся почти исключительно на болотах (5 баллов). В асс. Sphagnetum magno-pinosum 50 % от числа видов с постоянством более 40 % относятся к болотным, 42 % имеют балл верности болоту, равный 5; 7 % относятся к лугово-болотным с баллом верности 4 (*Drosera rotundifolia*). В описанных нами сообществах болотные виды составляют лишь 32 % от числа видов с постоянством более 40 %, 23 % имеют балл верности болоту, равный 5. Из общего флористического списка описанных сосняков (80 видов) 11 видов — болотные (из них 9 имеют балл верности 5), 1 вид — лугово-болотный (балл верности 4) и 2 вида — водно-болотные (балл верности 4—5). Основная масса видов — лесо-болотные (балл верности 2—4), причем такие лесные, с нашей точки зрения, виды, как *Dicranum polysetum, Hylocomium splendens*, авторами также отнесены к этой категории. *Equisetum sylvaticum*, встречающийся в описанных сосняках, относится к лесным видам. *Pleurozium schreberi*, виды рода *Cladina, Avenella flexuosa, Chamaenerion angustifolium, Dryopteris carthusiana, Tetraphis pellucida, Plagiothecium succulentum*, виды рода *Cladonia, Cetraria islandica, Peltigera* sp., единично встреченные в сфагновых сосняках, Боч и Смагин (1993) во флористическом списке болот не приводят.

Мы рассчитали также степень увлажнения по шкале Л. Г. Раменского и др. (1956). Для Sphagnetum magno-pinosum получили значение 86. Для исследуемых сообществ получили значение 84 (с использованием всего видового списка). Оценки, полученные только по диагностическим видам, выделяемым Боч и Смагиным (1993) для асс. Sphagnetum magno-pinosum (*Andromeda polifolia, Drosera rotundifolia, Sphagnum fuscum, Oxycoccus palustris*) и Pinetum sphagnosum (*Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea, Carex globularis, Dicranum polysetum, Pleurosium schreberi*), аналогом которой являются описанные сообщества, обнаруживают различия в 12 ступеней увлажнения. Для асс. Sphagnetum magno-pinosum получили значение 87.5, для исследуемых сообществ — 75.5, т. е. наблюдаются различия в степени увлажнения описываемых сообществ и сообществ болот, что может объясняться различной степенью дренированности территории, различным уровнем грунтовых вод. В сфагновых сосняках летом наблюдается значительное понижение уровня грунтовых вод, что позволяет существовать древесной растительности.

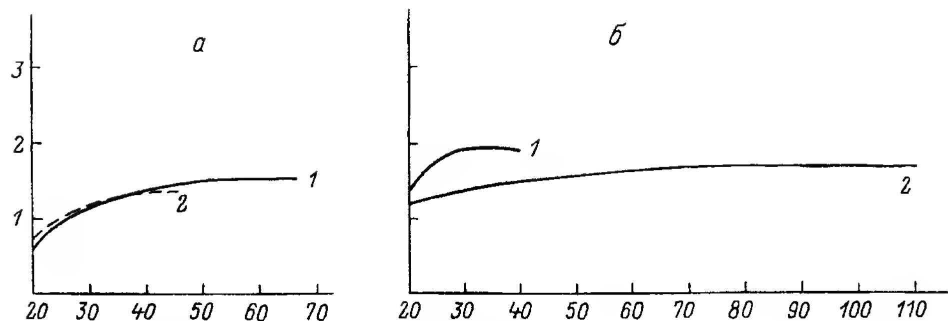


Рис. 2. Изменение бонитета сосны болотных экологических форм с возрастом в олиготрофных (*а*) и мезотрофных (*б*) условиях.

В каждом варианте: *1*, *2* — отдельные деревья. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — бонитет, баллы.

Древесный ярус описанных сообществ имеет лесной облик, сомкнутость составляет 0.3—0.9, средняя высота — 10—21 м (обычно границу между лесом и болотом проводят по сомкнутости 0.2—0.4 и высоте 12 м). Древостой образован сосной обычной лесной формы. В отдельных случаях внешний облик деревьев на одной пробной площади существенно различался по поколениям: в молодом возрасте сосна имеет обычный лесной облик, в более старом приближается к f. *uliginosa*. Такие сообщества можно рассматривать как крайние, пограничные варианты данной экотопической системы ассоциаций, переходные к болотным сообществам.

Сравнили также бонитет сосны в исследуемых сообществах с бонитетом болотных форм сосны. Определяли бонитет по площади сечения ствола, используя 10-балльную шкалу (Ипатов и др., 1995). Бонитет в олиготрофных сфагновых сосняках составляет 2.2—4.7[2] и постепенно плавно увеличивается с возрастом (рис. 1), т. е. сосна устойчиво сохраняет свои позиции в сообществе. Бонитет сосны болотных форм (54—118 лет, 3—4 м выс.) в среднем составил 1.6. По мере роста наблюдается тенденция к стабилизации бонитета на определенном уровне ниже балла 2 (рис. 2, *а*, *б*). Бонитет болотной сосны в типично олиготрофных условиях составляет в среднем 1.5, в сообществе более мезотрофного характера с преобладанием *Eriophorum polystachion* — 1.8. Различие между бонитетом сосны в сфагновых сосняках, который в среднем составляет 2.9 (коэффициент вариации 21 %), и бонитетом болотной сосны (1.6) свидетельствует о разнице в экотопических условиях сообществ сфагновых сосняков и сообществ с болотной сосной.

Изучили корневые системы сосны на примере свежих вывалов на вырубке, где после рубки были оставлены единичные деревья и небольшие группы. Измерение корней вываленных деревьев и расстояний до соседних деревьев позволяет говорить, что корневые системы соседних деревьев соприкасаются. Была предпринята также попытка определить примерную площадь, занятую корнями сосны. Для этого протыкали верхний слой почвы штырем длиной 65 см через равные расстояния и регистрировали, в скольких случаях из 100 штырь натыкался на корни деревьев; при этом можно было регистрировать только крупные корни. Оказалось, то корнями сосны занято 14—27 % площади, в среднем около 20 %. При такой довольно большой площади, занятой корнями, напочвенный покров развивается в значительной степени изолированно, как бы зависая на корнях сосны, хотя полностью не оторван от нижележащих почвенных горизонтов. На пристволовых повышениях напочвенный покров оторван от воды, поэтому там в большом обилии встречаются зеленые мхи. Изучение следов от волоков, где корневая сеть нарушена, обнаруживает различия в растительности нарушенных и ненарушенных участков вырубки. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на волоках составляет 10—30 %, на ненару-

[2] По принятой шкале условия произрастания улучшаются с возрастанием бонитета.

шенных участках — 55—65 %. На волоках поселяются более влаголюбивые виды, господствует *Eryophorum vaginatum* с примесью *Andromeda polyfolia, Chamaedaphne calyculata, Calluna vulgaris, Oxycoccus palustris, Drosera rotundifolia,* а из мхов господствует *Sphagnum fallax.* На ненарушенных участках доминирует *Calluna vulgaris* с примесью других кустарничков, а из мхов — *Sphagnum nemoreum, S. angustifolium, S. fuscum, S. russowii.* Следовательно, древесный ярус создает особые условия существования для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, отличные от условий существования на верховом болоте.

Таким образом, флористические различия сфагновых сосняков и растительности болот, различия в бонитетах сосны в сфагновых сосняках и болотной сосны, значительная сомкнутость и высота древесного яруса и большая развитость корневых систем в сфагновых сосняках свидетельствуют о различии в экотопических условиях и биотопе между сфагновыми сосняками и сообществами с болотной сосной и позволяют рассматривать описанные сообщества сфагновых сосняков как лесные.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Международной Соросовской программы образования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Герасименко Г. Г., Ипатов В. С., Салтыковская Т. О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Бот. журн. 1997. Т. 83. № 4. С. 1—15.

Доктуровский В. С. Болота и торфяники. 2-е изд. М., 1935. 224 с.

Дубах А. Д. Специфичность болота // Почвоведение. 1941. № 2. С. 3—12.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4 (№ 24). С. 42—48.

Кац Н. Я. Болота и торфяники. М., 1941. 400 с.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 215 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Ылычского заповедника // Тр. Печоро-Ылычского заповедника. Вып. 2. М., 1940. 416 с.

Лопатин В. Д. О причинах безлесия болот // Вестн. Ленингр. ун-та. 1947. № 9. С. 32—42.

Пьявченко Н. И. Торфяные болота и их природное и хозяйственное значение. М., 1985. 151 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63—250.

Смагин В. А. Болотные сосняки на северо-западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 255—263.

Смагин В. А. Ассоциации болотных сосновых сообществ северо-запада РСФСР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб., 1993. С. 83—94.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 20 II 1997

SUMMARY

Possible criteria of classifying bog moss pine forests as a forests or bog type of vegetation have been discussed. Communities studied in this work have been classified as the ecotopical system of associations — dwarf-shrub bog moss pine forest. It has been demonstrated that the depth of peat is not an effective indicator for the differentiation between forest and bog. Based on differences of ecotopical, floristic and morphological features of bog moss pine forests and of the communities of bog ecological forms with pines, communities described here have been classified as a forest type of vegetation.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.669.2(479)

© Г. А. Лазьков

ОБЗОР СЕКЦИИ *HOLOPETALAE* РОДА *SILENE* (*CARYOPYLLACEAE*)

G. A. LAZKOV. A SYNOPSIS OF SECTION *HOLOPETALAE* OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Приведен обзор секции *Holopetalae* рода *Silene*, включающей в себя 16 видов.

Секция *Holopetalae* Schischk. ex Chowdhuri объединяет многолетние, преимущественно однодомные растения (иногда встречаются особи с функционально женскими цветками, пыльники в которых стерильны) с цельными или слегка выемчатыми лепестками, цветками, собранными в кистевидные, метельчатые или прерывисто-мутовчатые соцветия.

Данная секция близка к секции *Otites* (Adans.) Otth, объединяющей малолетние двудомные растения. Следует отметить, что, рассматривая виды секции *Otites*, можно говорить лишь о частичной двудомности, так как морфологически однополы лишь экземпляры с женскими цветками, функционально мужские цветки этих растений всегда имеют рудиментарную завязь.

Другая близкая секция *Balcanosilene* Šourková включает в себя многолетние морфологически обоеполые, но функционально однополые растения, у которых стерильны пыльники или недоразвита завязь (реже встречаются экземпляры, имеющие нормально развитые тычинки и завязь). В состав последней секции кроме видов, указанных М. Шурковой (Šourková, 1977), следует отнести также вид из Турции — *Silene capitellata* Boiss.

Виды всех 3 секций обладают одинаковым строением лепестка (на верхушке цельного или слегка выемчатого, преимущественно без привенчика), сходным строением соцветия и составляют подрод *Otites* (Adans.) Peterm. рода *Silene* L. Систематика видов всех 3 секций имеет определенные трудности. Но если по секциям *Otites* и *Balcanosilene* имеется современная сводка (Девятов, 1987), где они рассматриваются в составе рода *Otites* Adans., то по секции *Holopetalae* такая сводка отсутствует. Значительная часть видов последней секции произрастает в Средней Азии. При изучении семейства гвоздичных в Киргизии мне удалось исследовать бо́льшую часть гербарного материала по видам данной секции, хранящегося в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), институтов ботаники АН Казахстана (AA), Узбекистана (TAK), Таджикистана (TAD), Биолого-почвенного института АН Киргизии (FRU), коллекцию Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), а также фотографии типов, полученные из Кью (K). В результате нашего исследования описаны 3 новых вида и уточнены объемы и границы ареалов существующих видов. Все виды секции достаточно близки между собой, и выделение надвидовых таксонов в ранге подсекций и рядов затруднительно, поэтому мы его не приводим.

Silene L. Sect. *Holopetalae* Schischk. ex Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 12, 3 : 237. — Sect. *Holopetalae* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 676, descr. ross. — Sect. *Otites* Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 369, p. p.

Т и п: *S. holopetala* Ledeb.

Секция включает в себя 16 (17?) видов, произрастающих в Юго-Западной, Средней и Центральной Азии.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашечка 13—16 мм дл. . . . . 2.
— Чашечка 5—12 мм дл. . . . . 3.
2. Пластинка листа голая, только по краю и средней жилке шероховатая . . . . 1. *S. jaxartica* Pavl.
— Пластинка листа с обеих сторон по всей поверхности шероховато опушенная . . . . 2. *S. gebleriana* Schrenk
3. Пластинки всех листьев голые, по краю шероховатые или реснитчатые . . . . 4.
— Пластинки всех или только некоторых листьев опушены с одной или обеих сторон, а если голые, то стебли растений в верхней части неклейкие . . . 11.
4. Каудекс подушковидный, покрыт твердыми удлиненными остатками листьев . . . . 3. *S. obovata* Schischk.
— Каудекс неподушковидный, без твердых удлиненных остатков листьев . . . . 5.
5. Цветки обычно несут все ветви, в том числе отходящие от середины и основания стебля . . . . 4. *S. fetissovii* Lazkov
— Цветки несут только ветви верхней части стебля . . . . 6.
6. Средние стеблевые листья яйцевидные или обратнояйцевидные, широколанцетные . . . . 5. *S. schugnanica* B. Fedtsch.
— Средние стеблевые листья линейные или линейно-ланцетные . . . . 7.
7. Каудекс в надземной части заметно одревесневающий . . . . 6. *S. schischkinii* (M. Pop.) Vved.
— Каудекс преимущественно подземный, слабо одревесневающий или не развит . . . . 8.
8. Стебли от основания до середины опушенные, стеблевые листья под соцветием в числе 6—10 пар . . . . 7. *S. falconeriana* Royle
— Стебли обычно голые, редко только у самого основания опушенные, стеблевые листья под соцветием в числе 2—4 пар . . . . 9.
9. Соцветие обычно многоцветковое прерывисто-мутовчатое, чашечка 6—8 (10) мм дл. . . . . 8. *S. kungessana* B. Fedtsch.
— Соцветие малоцветковое кистевидное или цветки одиночные, чашечка (8) 10—12 мм дл. . . . . 10.
10. Ноготки лепестков опушенные . . . . 9. *S. trajectorum* Kom.
— Ноготки лепестков голые . . . . 10. *S. bobrovii* Schischk.
11. Цветоносные стебли приподнимающиеся, средние стеблевые листья яйцевидные или обратнояйцевидные до 1 см дл., чашечка густо опушена ветвистыми и неветвистыми волосками . . . . 11. *S. betpakdalensis* Bajt.
— Цветоносные стебли прямостоячие, стеблевые листья линейные, линейно-ланцетные, ланцетные, а если яйцевидные или обратнояйцевидные, то более длинные, до 1.5—3.0 см, и чашечка голая или опушенная только неветвистыми волосками . . . . 12.
12. Стебли в верхней части неклейкие . . . . 12. *S. holopetala* Ledeb.
— Стебли в верхней части клейкие . . . . 13.
13. Цветки обычно несут все ветви, в том числе отходящие от середины и основания стебля . . . . 13. *S. pseudoholopetala* Lazkov
— Цветки несут только ветви верхней части стебля . . . . 14.
14. Стеблевые листья линейные или линейно-ланцетные, обычно вдоль сложенные, серповидно вверх изогнутые . . . . 14. *S. gubanovii* Lazkov
— Стеблевые листья ланцетные, широко-ланцетные, яйцевидные, плоские, не изогнутые . . . . 15.

15. Стеблевые листья коротко шероховато опушены, коробочка яйцевидная, поверхность семян тупобугорчатая . . . . 15. *S. scabrifolia* Kom.
— Стеблевые листья опушены более или менее длинными, обычно членистыми волосками, коробочка широкояйцевидная, поверхность семян с острыми бугорками . . . . 16. *S. confertiflora* Chowdhuri

1. *S. jaxartica* Pavl. 1951, Вестн. АН Каз. ССР, 4 : 89; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 386; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 275.

Описан из Казахстана. Тип: «КазССР, Джамбульск. обл., в сухом русле речки по глинистой пустыне к северо-западу от пос. Сузак, № 710, 22 VI 1940, Н. В. Павлов» (AA!, iso — MW!).

Ср. Азия (хр. Каратау).

Примечание. Вид известен только по типу, и не исключено, что этот образец представляет собой неопушенную форму *S. gebleriana*. Необходимы дополнительные сборы из классического местонахождения.

2. *S. gebleriana* Schrenk, 1841, Enum. Pl. nov. 1 : 91; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 676, табл. 40, рис. 2; Введ. 1953, Фл. Узб. 2 : 392; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 386; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 270.

Описан из Казахстана. Тип: «In ripa fl. Urdschar, d. 27 Julii (Schrenk)» (LE!).

На засоленных и влажных местообитаниях на равнинах и в предгорьях.

Ср. (Зайсанская котловина, Бетпакдала, Муюнкумы, Прибалхашские и Приаральские (север) пустыни, хребты Тарбагатай, Джунгарский, Каратау, долины рек Чу, Талас, Нарын), Центр. (Китай — Джунгария) Азия.

Примечание. Ошибочно указан для Джунгарской Гоби (Монголия) (Кожевников, 1994). Цитированный образец: «Боротала, 3 IX 1878, А. Регель» собран в Китае на хр. Джунгарский Алатау.

3. *S. obovata* Schischk. 1936, Тр. Бот. ин-та АН СССР, Сер. 1, 2 : 139; он же, 1936, Фл. СССР, 6 : 680; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 388; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 272. — *S. komarovii* auct. non Schischk.: Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 387, p. p., excl. syn. *S. viscidula* Kom.

Описан из Узбекистана. Тип: «Зап. Тянь-Шань, верх. сая Испай, 1 IX 1928, О. Смирнова» (LE!).

На известняковых скалах и продуктах их разрушения в среднем поясе гор.

Ср. Азия (хребты Чаткальский, Пскемский, Угамский, Сандалашский).

4. *S. fetissovii* Lazkov, 1993, Новости сист. высш. раст. 29 : 66. — *S. komarovii* auct. non Schischk., p. p., quoad pl. e Tian-Schan: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 678; Кащ. 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 137. — *S. holopetala* auct. non Ledeb.: Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 270, p. p., quoad pl. e Tian-Schan Centr. et Occident.

Описан из Киргизии. Тип: «Чаткальский хр., р. Айбек (правый приток р. Падша-Ата), каменистые склоны, № 52, 25 VII 1974, В. Бочанцев» (LE!).

На каменистых местообитаниях среди шибляковой растительности.

Ср. Азия (хребты Ферганский, Чаткальский, Атойнокский, Узун-Ахматский).

Примечание. История этого вида достаточно сложна. Обычно он отождествлялся с произрастающим в Памиро-Алае *S. scabrifolia*, а точнее, с его узколистной формой, которую В. Л. Комаров (1896) описал в качестве самостоятельного вида *S. viscidula* Kom. Так как последнее название являлось поздним омонимом, Б. К. Шишкин (1936) дает виду новый эпитет *S. komarovii* Schischk. и относит к нему растения с Западного Тянь-Шаня. П. Н. Овчинников (1968) справедливо объединяет виды *S. scabrifolia* и *S. komarovii*, но также включает в этот объединенный вид растения с Западного Тянь-Шаня, хотя отмечает такие их отличительные черты, как более сильное одревеснение стебля, значительную ветвистость и иную форму листьев. В дальнейшем изучение гербарного материала с Западного Тянь-Шаня показало, что он отличается от *S. scabrifolia* Kom. (incl. *S. komarovii* Schischk.) другим опушением и консистенцией листовой пластинки. У растений *S. scabrifolia* с Памиро-Алая листья мягкие, тонкие, с обеих или только с нижней стороны шероховато опушенные. Растения с Западного Тянь-Шаня имеют жесткие почти суккулентные неопушенные листья, лишь по краю и средней жилке шероховато-зубчатые. Все это позволило выделить растения с Западного Тянь-Шаня в отдельный вид *S. fetissovii* (Лазьков, 1993). О. Н. Бондаренко (1971), по-видимому из-за сходного габитуса, отождествляла *S. fetissovii* с *S. holopetala* auct. non Ledeb. (= *S. pseudoholopetala*

Lazkov). Однако последний вид имеет более короткие пластинки листьев, с обеих сторон шероховато опушенные.

5. *S. schugnanica* B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. АН СССР, 1 : 119; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 680; Овч. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 571, табл. 88, рис. 2; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 272; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 467, tab. 224; 472 fig. 9. — *S. pseudotenuis* auct. non Schischk.: Овч. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 569; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271, p. p., quoad pl. e Pamiro-Alai Occident.

Описан из Таджикистана. Лектотип (Лазьков, h. l.): «Шугнан, Ривак-Ванкала, 30 VII 1901, Б. Федченко» (LE!).

На пестроцветных обнажениях.

Ср. (хребты Дарвазский, Хазретишо, Вахшский, Шунганский, Язгулемский), Зап. (Афганистан — сев.-вост.) Азия.

6. *S. schischkinii* (M. Pop.) Vved. 1953, Фл. Узбекист. 2 : 392; Кащ. 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 134; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 387; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271. — *S. trajectorum* var. *schischkinii* M. Pop. 1928, Список раст. Герб. фл. Ср. Азии, 19, № 472.

Описан из Узбекистана. Тип: «Tian-Schan occidentalis, a declivia saxosa sub cacumine montis Tschimgan Majoris, 11 VIII 1926, Baranov et Rajkova» (LE!).

На пестроцветных обнажениях в среднем поясе гор.

Ср. Азия (хребты Чаткальский, Сандалашский, Кураминский).

7. *S. falconeriana* Royle, 1834, Ill. Bot. Himal. 1 : 79, 2, tab. 20, f. A.

Описан из Индии. Лектотип (Лазьков, h. l.): «Manma (Himalaya) Royle» (K, photo — LE!).

Местообитания неизвестны.

Южн. Азия (Западные Гималаи — хр. Заскар (Техри-Гархвал, Алмора)).

8. *S. kungessana* B. Fedtsch. 1908, Allg. Bot. Zeitschr. 14 : 2; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 679. — *S. pseudotenuis* Schischk. 1926, Бот. мат. (Ленинград), 6, 3 : 51; он же, 1936, Фл. СССР, 6 : 678, табл. 40, рис. 4, p. p., excl. *S. trajectorum* var. *schischkinii* M. Pop.; Кащ. 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 137; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 387, табл. 38, рис. 1; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271; Ю. Кожевн. 1994, Раст. Центр. Азии, 11 : 79. — *S. obovata* auct. non Schischk.: Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 272, p. p., quoad pl. e Kungei Alatau.

Описан из Китая (Джунгария). Тип: «Kungess, A. Regel» (LE!).

Ср. (хребты Джунгарский, Заилийский, Кунгей, Терскей, Киргизский, Таласский, Каратау, Сонкуль-тоо, Нарынский, Молдо-тоо, Сусамырский, Ат-Башинский, Байдулы, Ферганский, Алайский, Чаткальский), Центр. (Китай — Джунгария) Азия.

Примечание. Вид *S. pseudotenuis* Schischk. не имеет существенных отличий от ранее описанного с территории Китая вида *S. kungessana*. Различия между типовыми образцами обоих видов носят только количественный характер и касаются таких варьирующих признаков, как величина растений и ширина листьев.

9. *S. trajectorum* Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 128; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 679, табл. 40, рис. 5; Кащ. 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 138, табл. 18, рис. 2; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 388; Овч. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 570, табл. 88, рис. 1; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271.

Описан из Таджикистана (басс. р. Зеравшан). Лектотип (Лазьков, h. l.): «Gusun passim, alt. 9500 pd., 3 VIII 1892, V. Komarov» (LE!).

На каменистых местообитаниях в верхнем поясе гор.

Ср. Азия (хребты Ферганский, Алайский, Туркестанский, Зеравшанский).

Примечание. Данный вид отличается от *S. kungessana* в среднем большей длиной чашечки, обедненным соцветием и сильно опушенными ноготками лепестков. Однако иногда встречаются растения с укороченными цветками, которые бывает трудно отличить от малоцветковых экземпляров *S. kungessana*.

10. *S. bobrovii* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 889; он же, 1948, Фл. Туркм. 3 : 55; Введ. 1953, Фл. Узб. 2 : 393; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 272. — *S. trajectorum* auct. non Kom.: Овч. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 570, p. p., quoad syn. *S. bobrovii* Schischk.

Описан из Туркмении. Тип: «Туркменистан, хр. Кугитанг, подъем от кишл. Кугитанг, мелкоземистые участки, 2600 м, № 1467, 23 VIII 1928, E. Bobrov» (LE!).

В зарослях *Scorzonera acanthoclada* Franch.

Ср. Азия (хребты Гиссарский, Байсунский, Кугитанг).

11. *S. betpakdalensis* Bajt. 1960, Фл. Казахст. 3 : 434; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271.

Описан из Казахстана. Тип: «Prov. Almaatensis, montes Tschu-Iliensis, ad fl. Anda-ssaj, in decliviis saxosis, 26 VI 1954, M. Bajtenov» (?).

В пустынях.

Ср. Азия (Бетпакдала, ? Устюрт — сев., Чу-Илийские горы, Прибалхашье — сев.).

Примечание. М. С. Байтенов (Байтенов, Павлов, 1960) указывает, что тип вида хранится в АА, однако при просмотре гербария Ботанического института Казахстана типовой образец мною не обнаружен. Указание этого вида для северного Устюрта (Бондаренко, 1971) сомнительно.

12. *S. holopetala* Ledeb. 1830, Ic. Pl. Fl. Ross. 2 : 20, tab. 163; Лазьков, 1995, Бот. журн. 80, 11 : 104, pro syn. *S. sibirica* (L.) Pers. — *S. holopetala* Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 142. — *S. sibirica* auct. non Pers.: Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 369; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 676, табл. 40, рис. 1; Байт., Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 385, табл. 37, рис. 1; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 270; Зуев, 1993, Фл. Сиб. 6 : 68, карта 43; Ю. Кожевн. 1994, Раст. Центр. Азии, 11 : 80.

Описан с Алтая. Лектотип (Лазьков, 1995): «in locis siccis deserti... — Jrtisch, N 210, August, C. A. Meyer» (LE!).

Среди степной и лугостепной растительности, часто на засоленных или каменистых почвах на равнине и в предгорьях.

Вост. Европа (Бессарабская, Приднепровская, Средне-Русская (юг) возвышенности, Донецкий Кряж, Калачская, Приволжская возвышенности, Уральский хребет (юг)); Зап. Сибирь (Западно-Сибирская низменность, горы Алтая); Ср. (прикаспийские и приаральские пустыни, Казахстанский мелкосопочник, Зайсанская котловина, хр. Саур), Центр. (Китай — Сев.-Зап.) Азия.

Примечание. Растения данного вида были известны ранее как *S. sibirica* (L.) Pers. Однако это название не подходит для них по следующей причине. Его базионимом является *Cucubalus sibiricus* L. Последний вид был описан во 2-м томе 10-го издания работы К. Линнея «Systema Naturae...» (Linne, 1759). Протолог вида содержит краткое описание: «C. petalis emarginatis racemo terminali aphyllo verticillato-pedicellato, foliis congestis» и цитату: «Hall. goett. I. t. 1». Это означает ссылку на ранее вышедшую работу A. Haller (1743): «Brevis enumeratio stirpium horti Gottingensis...». В разделе «Addenda et Emendanda» последней работы имеется полиноминал: «Viscago foliis imis petiolatis, ovatis, floribus paniculatis emarginatis, albis». Единственная таблица в этой работе изображает данное растение. Так как рисунок полностью соответствует описанию К. Линнея, его я предлагаю избрать в качестве лектотипа *Cucubalus sibiricus*. В 1-м томе 2-го издания «Species Plantarum...» (Linne, 1762) для данного вида приводится описание: «*Cucubalus* petalis emarginatis, floribus subverticillatis: verticillis umbellatis aphyllis», вышеприведенный полиноминал Haller и цитату: «Hall. goett. I. 150, fig. bona». Таким образом, вторично Линней ссылается на вышеуказанную работу Haller и указывает, что таблица в ней соответствует описанному им виду, однако, вероятно, по ошибке, номер страницы приводит из более поздней работы Haller (1753): «Enumeratio plantarum horti regii et agri Gottingensis...», которая лишена рисунков, но на с. 150 повторяет первоначальное описание Haller. Изучение таблицы, опубликованной Haller, показывает, что на ней несомненно изображен вид не из секции *Holopetalae*, а из секции *Otites*. Об этом свидетельствуют форма листьев и характер соцветия. А по рисунку и приведенному в той же работе описанию можно достаточно четко идентифицировать данный вид. Лепестки белого цвета, на верхушке слегка выемчатые, и подобный характер соцветия свойственны только одному виду из секции *Otites*, а именно тому, который в настоящее время называется *S. wolgensis* (Hornem.) Otth. Таким образом, название *S. sibirica* (L.) Pers. является приоритетным по отношению к *S. wolgensis* (Hornem.) Otth. По-видимому, ошибочное современное толкование *S. sibirica* впервые появилось в «Prodromus...» (Otth, 1824): судя по просмотренным микрофишам гербария A. P. de Candolle, A. Otth определил как *S. sibirica* вид из секции *Holopetalae* и описал вторично вид *S. sibirica* в понимании Линнея как *S. effusa* Otth. Название *S. effusa* в настоящее время

считается синонимом *S. wolgensis*. Растения из секции *Holopetalae*, которые Otth, а за ним и ряд других исследователей определяли как *S. sibirica*, вероятно, впервые были описаны как *S. holopetala* Ledeb. Последний эпитет ранее мной (Лазьков, 1995) был признан синонимом вида *S. sibirica*.

13. *S. pseudoholopetala* Lazkov, 1995, Бот. журн. 80, 11 : 105. — *S. holopetala* auct. non Ledeb. p. p., excl. typo: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 676, Байт., Павл. 1960. Фл. Казахст. 3 : 386, табл. 38, рис. 3; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 270. p. p., excl. pl. e Centr. et Occident. Tian-Schan; Ю. Кожевн. 1994, Раст. Центр. Азии. 11 : 77.

Описан из Казахстана. Тип: «Семиреченская обл., Копальский у., хр. Джунгарский Алатау, в ущелье Мураткина, № 1950, 8 VII 1909, В. Липский» (LE!).

Ср. Азия (хребты Тарбагатай, Джунгарский, Заилийский, Чу-Илийские горы. Киргизский хр.).

14. *S. gubanovii* Lazkov, 1994, Бюл. Моск. общ. испыт. прир. отд. биол. 99. 3 : 94. — *S. altaica* auct. non Pers.: Груб. 1982, Опред. сосуд. раст. Монг. : 104. табл. 44, рис. 208; Ю. Кожевн. 1994, Раст. Центр. Азии, 11 : 74, p. p.

Описан из Монголии. Тип: «Юго-западная Монголия. Джунгария. Северный макросклон хр. Байтаг-Богдо. Нижняя часть ущ. Будун-Харгайтын-гол в 15 км на восток от заставы Байтаг-Богдо Кобдоского аймака. 1800—2000 м над ур. м.. 30 VII 1988, № 248, И. Губанов, Ш. Дариймаа, А. Буданцев, Р. Камелин, Э. Ганболд» (MW!, iso — LE!).

В пустынно-степных сообществах среднего пояса гор.

Центр. Азия (Монголия — Монгольский и Гобийский Алтай, Джунгария (хр. Байтаг-Богдо)).

Примечание. Габитуально данный вид напоминает виды из других секций — *S. lithophila* Kar. et Kir. и *S. altaica* Pers., которые имеют, однако, глубоко разделенный отгиб лепестка.

15. *S. scabrifolia* Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 129; Шишк. 1936. Фл. СССР, 6 : 677; Введ. 1953, Фл. Узб. 2 : 391; Овч. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 568; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 271; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 468, tab. 225. 472, fig. 10—12. — *S. komarovii* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 678. — *S. viscidula* Kom. 1896, цит. соч.: 129, non Franch. 1886.

Описан из Таджикистана (басс. р. Зеравшан). Лектотип (Лазьков, h. l.): «Sarawschan Gebiet: Berge von Kschtut, 5—7000', 19 VI—1 VII 1882, A. Regel» (LE!).

На каменистых местообитаниях среди лесной растительности.

Ср. (хребты Зеравшанский, Гиссарский, Шугнанский, Каратегинский, Дарвазский, Вахшский, Сурх, Газимайлик), Юго-Зап. (Афганистан — Нуристан, Бадахшан; Пакистан — Сват) Азия.

16. *S. confertiflora* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 12, 3 : 264; Coode, Cullen, Fl. Turk. 2 : 204.

Описан из Сирии. Тип: «Phurunluq nr. Kasseb, 16 miles S. of Mt. Cassius, 450 m., on shady bank near stream on serpentine; in forest of Platanus, Alnus, Ostrya and Quercus (rainfall 2000 mm), N 4580, 9 IX 1952, H. G. Mooney» (K, photo — LE!).

На каменистых местообитаниях среди лесной растительности.

Юго-Зап. Азия (Турция — южн., Сирия — сев.).

Остался невыясненным из-за отсутствия в моем распоряжении протолога и гербарного материала вид *S. pseudoverticillata* E. Nasir, 1960, Biologia (Lahor), 6 : 186.

Следует исключить из состава секции вид *S. orientalimongolica* Ju. Kozhevn. 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 68, рис. 2. Изучение типовых образцов данного вида показало, что они относятся к *Lychnis sibirica* L. Во «Flora Intramongolica» (Zhao, 1990) вид *S. orientalimongolica* рассматривается в роде *Melandrium* (*M. orientalimongolica* (Ju. Kozhevn.) Zhao), однако под этим названием, судя по рисунку, ошибочно

приводятся растения *Melandrium apricum* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Rohrb. с железисто опушенной чашечкой. Во «Флоре Сибири» (Зуев, 1993) подобные растения *M. apricum* описаны в роде *Elisanthe* (Fenzl) Reichenb. как *E. aprica* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Peschkova subsp. *dauricum* Zuev.

Таким образом, по уточненным данным, секция *Holopetalae* включает в себя 16 видов. Центр видового разнообразия секции находится в Средней Азии (13 видов), по 1 эндемичному виду встречается в Турции и Сирии, Монголии, Индии (Западные Гималаи). Интересно, что в Китае и на территории, охваченной «Flora Iranica», произрастают лишь 2—4 общих со Средней Азией вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтенов М. С., Павлов Н. В. Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* Juss. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1960. Т. 3. С. 328—433.

Бондаренко О. Н. Silene L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. Т. 2. С. 253—277.

Девятов А. Г. Обзор рода *Otites* Adans. (*Caryophyllaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 85—94.

Зуев В. В. Elisanthe (Fenzl) Reichb. — Скрытолепестник // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 59—62.

Кожевников Ю. П. Два новых вида семейства *Caryophyllaceae* из Центральной Азии // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 67—70.

Кожевников Ю. П. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. СПб., 1994. Вып. 11. С. 13—116.

Комаров В. Материалы к флоре Туркестанского нагорья. Басс. Зеравшана I // Тр. Имп. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспытателей. 1896. Т. 26. С. 30—162.

Лазьков Г. А. Два новых вида рода *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) с Тянь-Шаня // Новости сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 65—68.

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 104—106.

Овчинников П. Н. Род Смолевка — *Silene* L. // Флора Таджикской ССР. Л., 1968. Т. 3. С. 512—576.

Шишкин Б. К. Род Смолевка — *Silene* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 577—691.

Haller A. Brevis enumeratio stirpium horti Gottingensis accedunt animadversiones aliquae et novarum descriptiones. Gottingae, 1743. 90 p.

Haller A. Enumeratio plantarum horti regii et agri Gottingensis aucta et emendata ab Alberto de Haller horti praefecto. Gottingae, 1753. 424 p.

Linne C. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differetiis, synonimis, locis. Ed. 10. Holmiae, 1759. P. 825—1384.

Linne C. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Ed. 2. Holmiae, 1762. T. 1. 928 p.

Otth A. Silene // A. P. De Candolle. Prodromus Systematis Naturalis regni vegetabilis. Parisiis; Argentorati; Londini, 1824. Pars I. P. 367—385.

Šourková M. Taxonomic notes on *Silene* subg. *Otites* // Preslia. 1977. T. 49. P. 9—12.

Zhao Yi-zhi. Caryophyllaceae // Flora Intramongolica. Ed. 2. Huhhot, 1990. T. 2. P. 329—415.

Биолого-почвенный институт
НАН Киргизстана
Бишкек

Получено 7 II 1997

УДК 582.951.6 (479) Бот. журн., 1998 г., т.83, № 5

© Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *SCROPHULARIA* (*SCROPHULARIACEAE*) КАВКАЗА

G. L. MENITSKY, T. N. POPOVA. A SYNOPSIS OF CAUCASIAN *SCROPHULARIA* (*SCROPHULARIACEAE*) SPECIES

Приведен обзор видов рода *Scrophularia* с указанием синонимики, типов и географического распространения по принятой для «Конспекта флоры Кавказа» форме, дан ключ для их определения.

В настоящей работе представлен список кавказских видов рода *Scrophularia* L. по системе, принятой для этого рода в обработках для 2-го издания «Флоры Кавказа» (Кемулярия-Натадзе, 1967) и «Флоры Армении» (Габриэлян, 1987), с небольшими изменениями и дан оригинальный ключ для их определения. Указания на распространение и типы приведены по материалам Кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и литературным источникам, перечень которых дан в списке литературы. Цитация, синонимика и данные о географическом распространении приводятся в соответствии с ранее использованной формой (Меницкий, 1991).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья цельные с анастомозирующими жилками, обычно длиннее 4 см . . . . 2.
— Листья рассеченные, если цельные, то менее 4 см дл., жилки не анастомозируют (sect. 4. *Tomiophyllum* Benth.) . . . . 19.
2. Стаминодия нет; доли венчика почти равные (sect. 1. *Ceramanthe* Reichenb.) . . . . 4.
— Стаминодий имеется; верхняя губа венчика длиннее нижней . . . . 3.
3. Листья стеблеобъемлющие, остро- и мелкозубчатые; стаминодий сросшийся с венчиком; цветки зеленоватые (sect. 2. *Mimulopsis* Boiss.) . . . . 7. *S. amplexicaulis* Benth.
— Листья на черешках; верхняя часть стаминодия свободная (sect. 3. *Scrophularia*) . . . . 10.
4. Соцветия безлистные (или с сильно уменьшенными листьями); стеблевые листья мутовчатые, ланцетные; многолетники . . . . 5.
— Соцветия облиственные; листья не образуют мутовок; однолетники и многолетники . . . . 6.
5. Чашечка голая; листья острогородчатые или острозубчатые (базальные — иногда рассеченные); венчик желто-зеленый . . . . 1. *S. orientalis* L.
— Чашечка железистая; листья пильчатые или почти цельнокрайные; венчик грязно-фиолетовый . . . . 2. *S. nervosa* Benth.
6. Листья ланцетные или широколанцетные, голые (как и стебли), сизые, остропильчатые, почти сидячие (с черешками до 3 мм дл.); доли чашечки с белой пленчатой каймой; многолетники . . . . 3. *S. lateriflora* Trautv.
— Листья яйцевидные с округлым или сердцевидным основанием на хорошо развитых черешках, в различной степени опушенные; доли чашечки без ясной каймы, ланцетные, зеленые; однолетники и двулетники . . . . 7.
7. Соцветия сжатые; боковые веточки дихазиев короче прицветных листьев; мохнато опушенные растения с желтыми цветками . . . 4. *S. chrysantha* Jaub. et Spach
— Соцветия раскидистые: боковые веточки дихазиев длиннее прицветных листьев . . . . 8.
8. Цветки красные; густо мохнато и железисто опушенные растения . . . . 6. *S. kotschyana* Boiss.
— Цветки желтые; растения от почти голых до железисто опушенных (*S. lunariifolia* Boiss. aggr.) . . . . 9.

9. Растения 15—50 см выс., приподнимающиеся, обычно голые, реже мохнато-пушистые . . . . 5a. *S. lunariifolia* Boiss.
— Растения 50—100 см выс. прямостоячие, густо железисто опушенные . . . . 5b. *S. hyrcana* (Grossh.) Grossh.
10. Листья крупногородчатые или крупнозубчатые с округлым, сердцевидным (1—2-летники) или копьевидным основанием (многолетник), 4—12 см дл.; соцветия облиственные или с редуцированными листьями 11
— Листья мелкопильчатые или мелкогородчатые, 10—25 см дл., соцветия с редуцированными листьями; многолетники . . . . 17.
11. Многолетник с копьевидными листьями и железисто опушенными стеблями; доли чашечки округло-треугольные, опушенные и железистые . . . . 8. *S. chlorantha* Boiss.
— Однолетники и двулетники с яйцевидными, эллиптическими листьями с закругленным или сердцевидным основанием . . . . 12.
12. Соцветия облиственные; обычно мохнато опушенные растения . . . . 13.
— Соцветия безлистные или с редуцированными листьями; голые или мелко опушенные растения . . . . 14.
13. Листья острые, дважды острозубчатые или острогородчатые . . . . 9. *S. divaricata* Ledeb.
— Листья тупые, тупозубчатые . . . . 10. *S. mollis* Somm. et Levier
14. Листья 3—4 см дл., 2—3 см шир., яйцевидно-ромбические, голые (как и все растение, за исключением верхушек стеблей); цветки пурпуровые . . . . . 16.
— Листья 4—10 см дл., 3—6 см шир.; цветки зеленовато-коричневые или зеленовато-пурпуровые . . . . 15.
15. Листья снизу мелко опушенные, с сердцевидным основанием; доли чашечки рыжевато-окаймленные, часто с железками . . . 11. *S. scopolii* Hoppe ex Pers.
— Листья почти голые, при основании округлые или усеченные; доли чашечки голые . . . . 12. *S. sprengeriana* Somm. et Levier
16. Чашечка с тупыми закругленными яйцевидными долями с широкой белой или буроватой каймой . . . . 13. *S. ilwensis* C. Koch
— Чашечка с острыми треугольными долями без пленчатой каймы . . . . 14. *S. peregrina* L.
17. Стебли и черешки листьев с крыльями 0.5—2.0 мм шир.; нижние дихазии соцветия 10—30-цветковые; корневище клубневидное; голые или почти голые растения . . . . 15. *S. umbrosa* Dumort.
— Стебли и черешки листьев бескрылые или неясно крылатые; нижние дихазии соцветия 6—10-цветковые; корневище узловатое . . . . 18.
18. Доли чашечки железисто опушенные; листья до 25 см дл. на черешках до 8 см дл., снизу обычно мелко опушенные; стебли округло-четырехгранные, мелко опушенные . . . . 16. *S. macrobotrys* Ledeb.
— Доли чашечки голые; листья 10—15 см дл., как и стебли (за исключением верхушек), голые; стебли остро-четырехгранные . . . . 17. *S. nodosa* L.
19. Альпийские и верхнегорные многолетники с голыми (кроме верхушек) приподнимающимися или прямостоячими, обычно темно-фиолетовыми стеблями и жилками листьев, с цельными или рассеченными на яйцевидно-эллиптические доли лировидными листьями . . . . 20.
— Низкогорные и среднегорные (редко — верхнегорные) виды обычно с опушенными стеблями, с цельными или рассеченными на более узкие (ланцетные, линейные) сегменты не лировидными листьями . . . . 23.
20. Кайма на долях чашечки узкая, белая, не волнистая; столбик длиннее коробочки; черешки и жилки (!) листьев заметно крылатые . . . . 21. *S. rostrata* Boiss. et Buhse
— Кайма на долях чашечки широкая, волнистая, розовая; столбик короче коробочки; черешки и жилки листьев без или с очень узким окаймлением . . . . . 21.

21. Растения 3—10 см выс., с цельными продолговато-яйцевидными листьями; соцветие сжатое, безлистное . . . . 18. *S. minima* Bieb.
— Растения выше 10 см выс., с рассеченными листьями; соцветия из расставленных дихазиев, безлистные, железисто-волосистые . . . . 22.
22. Растения 10—20 см выс., со слабыми приподнимающимися стеблями; соцветия не растянутые (альпийский пояс) . . . . 19. *S. ruprechtii* Boiss.
— Растения 30—50 см выс., с почти прямыми или слегка приподнимающимися стеблями; соцветия растянутые (верхний горный пояс) . . . . 20. *S. olympica* Boiss.
23. Однолетники и двулетники; листья обычно розеточные . . . . 24.
— Многолетники с облиственными стеблями . . . . 30.
24. Листья цельные, зубчатые или городчатые . . . . 25.
— Листья рассеченные или раздельные . . . . 28.
25. Листья яйцевидные или яйцевидно-эллиптические, сверху без погруженных железок . . . . 26.
— Листья продолговатые, сверху часто с мелкими буроватыми погруженными железками . . . . 27.
26. Доли чашечки узкие, с узкой каймой, не налегающие друг на друга, при плодах разделенные широкой выемкой; растения мелкожелезистые . . . . 22. *S. atropatana* Grossh.
— Доли чашечки широкие, перекрывающиеся даже при плодах, с широкой бахромчатой каймой; растения голые или с железистым опушением только в соцветии . . . . 23. *S. sosnowskyi* Kem.-Nath.
27. Стебли почти голые; стаминодий 1.0—1.4 мм дл.; пленчатая кайма на долях чашечки цельная . . . . 24. *S. nachitschevanica* Grossh.
— Стебли железисто опушенные; стаминодий 0.7 мм дл.; доли чашечки с надрезанным белопленчатым окаймлением . . . . 25. *S. haematantha* Boiss.
28. Стебли (кроме верхушек) и листья голые . . . . 26. *S. rutifolia* Boiss.
— Стебли и листья с железистым опушением . . . . 29.
29. Соцветие раскидистое; кайма долей чашечки широкая, бахромчатая; стебли внизу темно-фиолетовые; погруженных железок на листьях нет . . . . 27. *S. olgae* Grossh.
— Соцветие сжатое; кайма долей чашечки узкая, цельнокрайная; стебли светлобурые; на листьях часто развиваются погруженные железки . . . . 28. *S. zuvandica* Grossh.
30. Листья цельные, зубчатые или надрезанно-зубчатые . . . . 31.
— Листья рассеченные . . . . 35.
31. На всех листьях сверху развиты темно-бурые погруженные железки; все растение голое; листья ланцетные, от цельнокрайных до мелкозубчатых с острыми направленными вверх зубцами; соцветие сжатое, 5—10 см дл.; стаминодий мелкий, от полукруглого до квадратного . . . . 29. *S. benthamiana* Boiss.
— Погруженных железок на листьях нет; зубцы листьев не направлены вверх; стебли обычно железисто опушенные; листья от эллиптических до яйцевидных . . . . 32.
32. Стаминодий 2—3 мм шир., почковидный; листья яйцевидно-треугольные, городчатые или острозубчатые; чашечка с округлыми налегающими почти не окаймленными долями; растения 8—18 см выс., с простыми тонкими стеблями . . . . 30. *S. takhtajanii* Gabr.
— Стаминодий у́же 2 мм; листья эллиптические или яйцевидные; чашечка с окаймленными долями . . . . 33.
33. Листья эллиптические, надрезанно-крупнозубчатые с притупленными зубцами . . . . 31. *S. rupestris* Bieb.
— Листья яйцевидные, остро- и мелкозубчатые . . . . 34.
34. Растения 10—20 см выс.; листья кожистые с округлым основанием на коротких черешках; цветки на коротких цветоножках . . . . 32. *S. imeretica* Kem.-Nath.

— Растения 20—80 см выс.; листья тонкие с клиновидным основанием на длинных черешках; цветки на длинных цветоножках . . . 33. *S. charadzeae* Kem.-Nath.

35. Листья рассечены на линейные доли с завернутыми краями; соцветие узкое, облиственное; голые растения . . . . 34. *S. thesioides* Boiss. et Buhse

— Листья рассечены на ланцетные, продолговатые или яйцевидные доли; соцветия безлистные . . . . 36.

36. Столбик и носик плода равны коробочке; стебли (кроме верхушек) голые; черешки и жилки листьев с заметным окаймлением . . . . 21. *S. rostrata* Boiss. et Buhse

— Носик плода короче коробочки; листья рассечены на более узкие доли; черешки и жилки листьев без или с очень узким окаймлением . . . . 37.

37. Стебли темно-бурые, железисто опушенные . . . . 38.

— Стебли зеленовато-серые, голые . . . . 39.

38. Стебли до 20—30 см выс., приподнимающиеся, разветвленные, многочисленные, облиственные до основания; листья в очертании от эллиптических до яйцевидных . . . . 35. *S. variegata* Bieb.

— Стебли 30—50 см выс., прямостоячие, прутьевидные, внизу безлистные, обычно простые или только в верхней части разветвленные; листья в очертании узкоэллиптические или ланцетные . . . 36. *S. grossheimii* Schischk. ex Grossh.

39. Стаминодии крупные, ярко-желтые, лепестковидные, сильно выдаются из венчика; венчик в 2—4 раза длиннее чашечки . . . . 37. *S. decipiens* Boiss.

— Стаминодии мелкие, бледные, не выступают из венчика; венчик в 1.5—2 раза длиннее чашечки . . . . 38. *S. zvartiana* Gabr.

Sect. 1. *Ceramanthe* Reichenb.

1. *S.orientalis* L. 1753, Sp. Pl. : 620 — *S. ebulifolia* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 77 .

Описан с Востока («in Oriente»).

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Сам.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗК: Бело-Лаб., В.-Куб. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 490, карта 542; Танфильев, Кононов, 1987 : 90); ВК: Ассо-Арг. (Очиаури, 1981 : 89); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1932 : 374); ЮЗ: Дар., Занг. (Габриэлян, 1987 : 276).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

2. *S. nervosa* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 303. — *S. olivieri* Jaub. et Spach, 1850, Ill. Pl. Or. 3 : 39, tab. 222.

Описан из Ирана. Тип: «in Persiae monte Elvend prope Hamadan, Aucher-Eloy 2860» (G).

Указан для ЮЗ: Нах. (Горшкова, 1955 : 274; Карягин, 1957 : 468); Мегр.-Зан. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 490; Габриэлян, 1987 : 276). Юго-Зап. Азия (Иран, Ирак).

3. *S. lateriflora* Trautv. 1866, Bull. Acad. Sci. Petersb. 10 : 396. — *S. candestina* Rupr. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 392.

Описан из Западного Закавказья (Имеретия). Тип: «pr. Muri. Radde 61.» (LE!).

ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 490, карта 541; Галушко, 1980 : 78); ЦК: В.-Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 143); ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1932 : 374).

4. *S. chrysantha* Jaub. et Spach, 1850, Ill. Pl. Or. 3 : 26 tab. 220 — *S. congesta* Stev. 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 30, 1 : 348. — *S. vernalis* auct. non L. : Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 76. — *S. minima* auct. non Bieb. : Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 303.

Описан из Армении. Тип: «in Armeniae rupibus, Aucher 5103» (P).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В.-Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Указан для ЗК: В.-Куб.; ЦК: Малк. (Галушко, 1980 : 78); ВЗ : Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; для всех районов Кавказа и Армении (Габриэлян, 1987 : 274).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

5. *S. lunariifolia* Boiss. aggr.

5a. *S. lunariifolia* Boiss. et Bal. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 390. — *S. vernalis* var. *lunariifolia* (Boiss). Kuntze, 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 10 : 222. — *S. chrysantha* var. *lunariifolia* (Boiss.) Albov, 1895, Prodr. Fl. Colch. : 188. — *S. calycina* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 375. — *S. chrysantha* auct. non Jaub. et Spach : Lall et Mill, 1978, Fl. Turk. 6 : 609, p. p.

Описан из северо-восточной Турции. Тип: «in praeruptis maritimis Kemer Bournou Ponti Lazici inter Rhize et Athinia, Bal.» (G?).

ЗК : Бело-Лаб. (ст. Даховская); ЗЗ : Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж. Юго-Зап. Азия (Турция).

5b. *S. hyrcana* (Grossh.) Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк. : 307. — *S. vernalis* var. *hyrcana* Grossh. 1920. Тр. Тифл. бот. сада, 2, 1 : 21. — *S. vernalis* subsp. *clausii* Grau, 1981, in Rech. f., Fl. Iran. 147 : 229, non *S. claussii* Boiss. et Buhse, 1860.

Описан из Талыша («Hab. in prov. Talysh, crescit in silvis montanis 1000—4000′»). Лектотип (Гроссгейм, 1947, in sched. herb. LE): «Transcaucasia, Azerbajdzhan, distr. Lerik, inter pp. Orand et Shinabad, in silva, 13 V 1946, A. Grossheim» (LE!).

ВК : Ман.-Самур; Т.

Эндемик (?).

6. *S. kotschyana* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 303. — *S. byzanthina* Benth. 1846, l. c. : 303. — *S. viscosa* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 391.

Описан из восточной Турции. Тип: «in monte Tauro (Kotschy, 376)» (W).

ЗЗ : Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 2. *Mimulopsis* Benth.

7. *S. amplexicaulis* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 310. — *S. hajariana* Parsa, 1848, Kew Bull. : 217.

Описан из северного Ирана. Тип: «ad Savalan in Ghilan, Aucher 5060» (G, iso — K).

ЮЗ : Нах.; Т.

Указан для ЮЗ: Занг. (Габриэлян, 1987 : 278).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Иран).

Sect. 3. *Scrophularia*

8. *S. chlorantha* Kotschy et Boiss. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 399.

Описан из восточной Турции. Тип: «in arenosis ad fontes pagi Goschkar prov. Musch Armeniae Turcicae alt. 5600′, Kotschy, 346» (G?).

ЗЗ : Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция).

9. *S. divaricata* Ledeb. 1822, Ind. Sem. Horti Dorp. : 17. — *S. georgica* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 305.

Описан из Грузии. Тип: «prope Tiflin [leg. Wilhelms]» (LE!).

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЗК: В.-Куб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 90); СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1932 : 376; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 492, карта 545; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 111); ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1932 : 376; Карягин, 1957 : 465; Габриэлян, 1987 : 278); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 378).

Вост. Европа.

10. *S. mollis* Somm. et Levier, 1897, Nuov, Giorn. Bot. Ital. 2, 4 : 203.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «in Ossetia prope Lars ad flumen Terek, 24 Maj 1881, N 692, Brotherus» (FI?).

Указан для ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., В.-Куб.; ЦК (Sommier, Levier, 1897 : 203; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 493, карта 546; Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 143; Галушко, 1980 : 79; Танфильев, Кононов, 1987 : 90).

Эндемик.

11. *S. scopolii* Hoppe ex Pers. 1806, Syn. Pl. 2 : 160. — *S. decumbens* Fisch., Mey. et Ave-Lall. 1845, Ind. Sem. Horti Petrop. 10 : 58.

Описан из Австрии.

ЗП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.; Т.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 78); ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Севан., Занг. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 492, карта 544; Габриэлян, 1987 : 280).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран, Ирак), Южн. Азия.

12. *S. sprengeriana* Somm. et Levier, 1897, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 2, 4 : 202.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «prope Tscholur in Svanetia Dadianorum, 930 m, 31 jul. [Sommier et Levier]» (FI?).

ЗЗ : Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Указан для всех районов Западной Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 381).

Эндемик.

13. *S. ilwensis* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 284. — *S. calvertii* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or., Ser. 2, 3 : 152.

Описан из Армении. Тип: «in montibus Ilwensibus tractus somchetici Abotz., [1837]. C. Koch» (B?).

ВК : Кубин.; ЗЗ : Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж., ЦЗ; ВЗ : Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан, Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1932 : 375; Карягин, 1957 : 465; Кемулярия-Натадзе, 1964 : 380; 1967 : 491, карта 543); ЮЗ: Дар. (Габриэлян, 1987 : 278).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

14. *S. peregrina* L. 1753, Sp. Pl. : 621.

Описан из Италии.

Указан для ЗК; СЗЗ (Гроссгейм, 1932 : 375); ЗЗ : Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 78); Абх., Адж. (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 380; 1967 : 492, карта 542).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

15. *S. umbrosa* Dumort. 1827, Fl. Belg. : 37. — *S. alata* Gilib. 1781, Fl. Lithuan. 1 : 127; Гросcг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 376; Горшкова, 1955, Фл. СССР, 22 : 270; Кемулярия-Натадзе, 1964, Опред. раст. Грузии : 377; она же, 1967, Гросcг. Фл. Кавк. 7 : 494, nom. illeg. — *S. ehrhartii* Stev. 1840, Ann. Nat. Hist. Ser. 1, 5 : 3. — *S. aquatica* auct. non L. : Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 218.

Описан из Бельгии.

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Севан., Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК : Адаг.-Пшиш., В.-Куб.; ВК: Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Караб.; ЮЗ: Ерев., Дар., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 376; Карягин, 1957 : 467; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 494, карта 548 (sub *S. alata* Gilib.); Галушко, 1980 : 76; Габриэлян, 1987 : 282); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 377, sub *S. alata* Gilib.).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. и Центр. Азия.

16. *S. macrobotrys* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 217. — *S. nodosa* auct. non L. : Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 399, p. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 377, p. p. — *S. macrophylla* auct. non Boiss. : Гроссг. 1932, цит. соч. : 377.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «in Guriae m. Somlia, Nordmann» (LE!).

ЗЗ : Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ : Севан., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 493, карта 546; Галушко, 1980 : 78); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж. (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 377; 1967 : 493, карта 546; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 111; Дмитриева, 1990 : 222); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 377).

Юго-Зап. Азия (Турция).

17. *S. nodosa* L. 1753, Sp. Pl. : 619. — *S. hemschinica* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 708.

Описан из Европы.

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., В.-Куб. (Галушко, 1980 : 76; Танфильев, Кононов, 1987 : 90); ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 493, карта 547; Габриэлян, 1987 : 280); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 377).

Европа; Сев., Юго-Зап. Азия (Турция); Северная Америка.

Sect. 4. *Tomiophyllum* Benth.

18. *S. minima* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 79. — *S. pumila* Adams ex Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 215. — *Scrophucephalus minimus* (Bieb.) Khokhr. 1992, Бюл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 97, 6 : 97.

Описан из Грузии. Тип: «in Iberia. C. Mussin-Puschkin» (?). ЦК: В. Тер.; ВК; ЗЗ : Инг.-Рион.; ЦЗ : Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич. Указан для ЦК: Малк. (Галушко, 1980 : 76).

Эндемик.

19. *S.ruprechtii* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 410.

Описан по материалам из Центрального и Восточного Кавказа (Осетия и Тушетия). Лектотип (Горшкова, 1955 : 288): «distr. Alagir, ad glaciem Zei, 1060—1070 hex, Ruprecht 1861. Sept. 5» (LE!).

ЦК: В. Тер.; ВК; ЗК: Инг.-Рион.; ЦК: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Указан для ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх. (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 379; 1967 : 496, карта 551; Галушко, 1980 : 79; Танфильев, Кононов, 1987 : 90; Воробьева, Кононов, 1991 : 101).

Эндемик.

20. *S. olympica* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 4 : 69. — *S. pyrrolopha* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 409. — *S. caucasica* Somm. et Levier, 1897, Nuov. Giorn. Bot. Ital. Ser. 2, 4 : 204.

Описан из Турции. Тип: «in cavis rupium regionis alpinae superioris Olympi Bithyni Ulu Dag ad originem vallis Kirkbounar, Aug. 1842, Boiss.» (G).

ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Севан., Нах.

Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Дар., Занг., Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1932 : 379; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 496, карта 550; Габриэлян, 1987 : 284); для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 79), всех горных районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 379).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (сев., вост. Турция, Иран).

21. *S. rostrata* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 163.

Описан из Ирана. Лектотип (Горшкова, 1955 : 288): «Ghilan bei Imam-Sadeh-Haschim, 13 Martz 1848» (G, iso — LE).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

22. *S. atropatana* Grossh. 1950, Бот. Мат. (Ленинград), 13 : 21; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 309, descr. ross. — *S. heterophylla* auct. non Willd.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 380.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Нахичеванская АССР, Шахбузский район, ущелье Кизил-Богаз, около 900 м, на известняковой осыпи, 31 V 1947, А. Гроссгейм, И. Ильинская, М. Кирпичников» (LE!).

ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

23. *S. sosnowskyi* Kem.-Nath. 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 49.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Аджарская АССР, окр. сел. Кеда, 21 V 1939, М. Попов» (TBI).

ЗЗ: Адж.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция).

24. *S. nachitschevanica* Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 20; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 310, descr. ross. — *S. heterophylla* auct. non Willd. : Гроссг. 1931, Фл. Кавк. 3 : 380, p. p. — *S. puberula* auct. non Boiss. : Grau, 1981, in Rech. f. Fl. Iran. 147 : 268.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Азербайджан, Нахичеванская АССР, Шахбузский район, ущелье Кизил-Богаз, около 900 м, у посевов, 31 V 1947, А. Гроссгейм, И. Ильинская, М. Кирпичников» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Нах.

Указан для ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1987 : 294). Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Иран).

25. *S. haematantha* Boiss. et Heldr. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 415. — *S. pruinosa* auct. non Boiss. : Grau, 1981, in Rech. f. Fl. Iran. 147 : 272, p. p., quoad pl. cauc.

Описан из Ирана. Тип: «in schistosis montium Avroman et Schahu, 5000′, Haussk.» (G, iso — LE)

Указан для ЮЗ: Нах. (Горшкова, 1955 : 296; Карягин, 1957 : 475; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 497; Габриэлян, 1987 : 293).

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

26. *S. rutifolia* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 404 («*rutaefolia*»). — *S. lucida* auct. non L. : Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 77; Lall et Mill. 1978, Fl. Turk. 6 : 635.

Описан из Центрального Закавказья. Лектотип (Горшкова, 1955 : 286): «Iberia caucasica prope Tiflis, pr. Mzchet, Ruprecht 1861, 9 Majo» (LE!).

ВК : Ман.-Самур., В. Сулак.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Араг.

Указан для ЦК и ВК («Тер.»); ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Нах.; Т. (Гроссгейм, 1932 : 379; Карягин, 1957 : 472; Кемулярия-Натадзе, 1964 : 380, 1967 : 495, карта 549).

Юго-Зап. Азия (Турция).

27. *S. olgae* Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 375; он же, 1933, Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, сек. бот. 1 : 55. — *S. armeniaca* Bordz. 1938, Сб. пам. А. В. Фомина : 63.

Описан из Южного Закавказья («Ар. : Эр.»). Лектотип (Гроссгейм, 1933 : 55) : «Гилли, ок. 2000 м, на гальке, 18 VII 1928, О. Зедельмейер» (BAK — sec. Горшкова, 1955 : 286; TBI, iso TGM — sec. Габриэлян, 1987 : 282).

ЮЗ: Севан.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ; Ерев., Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1932 : 375; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 494, карта 549; Габриэлян, 1987 : 282).

Эндемик.

28. *S. zuvandica* Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 23; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 309, descr. ross.

Описан из Талыша. Тип: «Азербайджанская ССР, Талыш, Лерикский район, дорога Лерик—Космольяны, Диабарская котловина, в 2 км от сел. Заренги, галечник, 20 V 1946, И. Ильинская, М. Кирпичников» (LE!).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев. Иран).

29. *S. benthamiana* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 12 : 39.

Описан из Ирана. Тип: «in Persiae, ad radices montis Demavend, Kotschy N 630» (G).

ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. Азия (Иран).

30. *S. takhtajanii* Gabr. 1980, Сист. эвол. высш. раст. : 82.

Описан из Армении. Тип: «RSS Armenia, distr. Meghri, brachium jugi Zan-gezurici, in viciniis Artsvaberd (Bughakjar) in saxosis grano-dioriticis ad septentrionem et orientem expositis, 2300—2400 m s. m., 13 V 1979 E. Gabrielian et N. Agapova» (ERE).

Указан для ЮЗ: Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1987 : 296).

Эндемик.

31. *S. rupestris* Bieb. ex Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 274; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 79. — *S. ani* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 285. — *S. variegata* var. *rupestris* (Willd.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 417. — ? *S. diffusa* Somm. et Levier, 1897, Nuov. Giorn. Bot. Ital. Ser. 2, 4 : 205. — *S. variegata* subsp. *rupestris* (Willd.) Grau, 1981, in Rech. f. Fl. Iran. 147 : 250. — *S. libanotica* auct. non Boiss. : Lall et Mill, 1978, Fl. Turk. 6 : 629, p. p.

Описан из Крыма («Habitat in Tauriae rupibus»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан, Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Дар., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 379; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 498, карта 555; Габриэлян, 1987 : 286); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 378).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

32. *S. imeretica* Kem.-Nath. 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 50; она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 529, descr. georg.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Западная Грузия. Чиатурский район. У сел. Джруча, 29 VIII 1932, Л. Кемулярия-Натадзе» (TBI).

ЗЗ: Абх.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Кемулярия-Натадзе, 1955 : 55).

Эндемик.

33. *S. charadzeae* Kem.-Nath. 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 51 («*charadzae*»); она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 529, descr. georg.

Описан с Восточного Кавказа (ныне Чеченская республика, район Итум-Кале). Тип: «Северная Грузия : Ахалхевский район, Цейламский хребет, на скалах, 24 VII 1948, А. Харадзе» (TBI).

Указан для ВК : Ассо-Арг. (Кемулярия-Натадзе, 1952 : 529; она же, 1955 : 51).

Эндемик.

34. *S. thesioides* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 164.

Описан из Южного Закавказья. Лектотип (Горшкова, 1955 : 304): «bei Nachitschewan in den Schluchten des Saltzlagers, 11 Mai 1847, Buhse 295/3» (G, iso — LE).

ЮЗ: Дар., Нах.

Указан для ЮЗ: Ерев., Севан (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 499, карта 556; Габриэлян, 1987 : 296).

Юго-Зап. Азия (Турция).

35. *S. variegata* Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp. : 116, N 20.

Описан по материалам из Восточного Кавказа и Восточного Закавказья («crescit ad margines lapidosis rivulorum, nec non in collibus sterilibus»). Лектотип (Т. Н. Попова, in sched. herb. LE): «Ex montibus Schirvanicis a. 1796 [Bieberstein]» (LE!).

ЗП : З. Ставр.; ЗК: Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Дар., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 378; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 498, карта 554; Габриэлян, 1987 : 288); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964 : 379).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, сев. Ирак).

36. *S. grossheimii* Schischk. ex Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 238. — *S. pruinosa* Grossh. 1929, Тр. Тифл. бот. сада, 2, 1 : 25, non Boiss. — *S. variegata* var. *cinerascens* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 417, non *S. cinerascens* Boiss. — *S. variegata* subsp. *cinerascens* Grau, 1981, in Rech. f. Fl. Iran. 147 : 250, non *S. cinerascens* Boiss. — *S. cinerascens* auct. non Boiss.: Lall et Mill, 1978, Fl. Turk. 6 : 639.

Описан по материалам из Талыша и северного Ирана. Лектотип (Гроссгейм, 1927 : 238): «Talysh. Prope Issi, in faucibus fl. Vilazh-tshaj, 16 V 16 (Grossheim)» (TBI, iso — LE!).

ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Севан, Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар., Мегр.-Зан. (Карягин, 1957 : 474; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 497, карта 553; Габриэлян, 1987 : 290).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. S. Lall, R. Mill (1978) и J. Grau (1981) синонимизируют вид с *S. cinerascens* Boiss. По описанию можно предположить, что северо-иранские и восточно-турецкие формы, принимаемые ими за *S. cinerascens*, тождественны *S. grossheimii*, но тождествен ли тип *S. cinerascens*, описанный из Pontus («declivitate merid. jugi Paryadres veterum, inter pagos Lisdja et Kumbetkhan, Tchih. 619»), нашему виду? Недостаток материала и удаленность locus classicus *S. cinerascens* от районов распространения *S. grossheimii* (различные ботанико-географические области) заставляют нас воздержаться от синонимизации этих видов.

37. *S. decipiens* Boiss. et Kotschy ex Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or. Ser. 2, 3 : 156. — *S. xanthoglossa* var. *decipiens* (Boiss.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 413; Lall et Mill, 1978, Fl. Turk. 6 : 641. — *S. striata* auct. non Boiss.: Grau, 1981, in Rech. f. Fl. Iran. 147 : 279, quoad pl. cauc.

Описан из Турции. Тип: «in jugo Ketsibele Tauri Cilicici et summo jugo Metdesis, alt. 2520′, Julio 1853, Kotschy» (G).

ЮЗ: Ерев., Нах.; Т.

Указан для ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар., Мегр.-Зан. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 497, карта 552; Габриэлян, 1987 : 290).

Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ливан, Иран, сев. Ирак).

Примечание. По описанию к этому виду очень близок (если не тождествен) *S. azerbaijanica* Grau, 1981, l. c. : 282. Тип: «Persia : W Azerb. In jugo inter Khvoy et Qareh Zia-Oddin, 1500—1700 m, 8 VI 1971, Rech. 41450» (W).

38. *S. zvartiana* Gabr. 1967, Биол. журн. Армен. 20, 1 : 34.

Описан из Армении. Тип: «окр. с. Гарни, правый берег реки Азат, на осыпях, 2 VI 1956, З. Чолакян, Э. Габриэлян» (ERE, iso — LE!).

ЮЗЗ: Ерев., Нах.; Т.

Указан для ЮЗ: Дар., Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1987 : 291).

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-49781).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника. Ставрополь, 1991. 108 с.

Габриэлян Э. Ц. Род 8. *Scrophularia* L., Норичник // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 267—298.

Гагнидзе Р. И., Кемулярия-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси, 1985. 148 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 327 с.

Горшкова С. Г. Род 1331. Норичник — *Scrophularia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 229—308.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.

Карягин И. И. Род 760. *Scrophularia* L. — Норичник // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 459—479.

Кемулярия-Натадзе Л. М. *Scrophularia* L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 519—538.

Кемулярия-Натадзе Л. М. *Scrophularia* L. // Определитель растений Грузии. (На груз. яз.). Тбилиси. 1964. Т. 1. С. 376—381.

Кемулярия-Натадзе Л. М. Род *Scrophularia* L. — Норичник // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 486—499.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Boissier E. Flora Orientalis, Basiliae et Genevae, 1879. Vol. 4. 1276 p.

Grau J. Scrophularia // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1981. Lfg. 147. S. 213—284.

Lall S. S., Mill R. R. Scrophularia L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 603—647.

Sommier S., Levier E. Plantarum novarum caucasi manipulis alter // Nouv. Giorn. Bot. Ital. N. S. 1897. Vol. 4. Fasc. 2. P. 199—213.

Ботаническнй нститут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XII 1997

УДК 582.751.2 (479) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

М. С. Новоселова

РОД *ERODIUM* (*GERANIACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

M. S. NOVOSELOVA. THE GENUS *ERODIUM* (*GERANIACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Приведены ключ для определения видов и конспект рода *Erodium* флоры Кавказа (12 видов). *E. moschatum* для данной территории указывается впервые. Сообщаются новые данные о систематике, типификации и географическом распространении видов. *E. strigosum* Kar. ex Ledeb. отнесен нами в синонимы *E. laciniatum* (Cav.) Willd.

В связи с подготовкой коллективного труда «Конспект флоры Кавказа» нами проводится таксономическое исследование кавказских представителей сем. *Geraniaceae*. В частности, изучены все виды рода *Erodium*, уточнены данные об их систематике и географическом распространении. В работе использованы материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также литературные источники. Географическое распространение дано в соответствии с районированием Кавказа, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991).

Erodium L'Her. 1737, Geran. : tab. 1—6

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Створки носика плода легко опадающие, на внутренней стороне покрытые длинными, густыми беловатыми волосками так, что обычно кажутся перистыми . . . . 1. *E. oxyrrchynchum*.
\+ Створки носика плода не опадающие, на внутренней стороне покрытые редкими длинными или короткими волосками так, что не кажутся перистыми . . . . 2.
2. Многолетние растения с толстым, обычно многоглавым корневищем . . . . . . 3.
\+ Однолетние или двулетние растения с тонким корнем . . . . 7.
3. Носик плода около 2 см дл. Растение 5—20 см выс., опушенное густыми короткими прижатыми волосками. Листовые пластинки в очертании продолговатые, дважды перисто рассеченные на очень мелкие туповатые дольки . . . . 6. *E. schemachense*.
\+ Носик плода 3—5 см дл. . . . . 4.
4. Растения опушены железистыми и нежелезистыми волосками . . . . 5.
\+ Растения опушены только нежелезистыми волосками . . . . 6.
5. Растение опушено волосками двух типов : редкими длинными, обычно нежелезистыми, отклоненными или вниз отогнутыми, и густыми короткими железистыми оттопыренными или (реже) вниз отогнутыми . . . . 2. *E. armenum*.
\+ Растение опушено только густыми короткими волосками : железистыми оттопыренными на чашелистиках, цветоножках, цветоносах и верхних листьях и нежелезистыми изогнутыми или извитыми, вниз отогнутыми и большей частью прижатыми на стеблях, средних и нижних листьях . . . . 5. *E. anthemifolium*.
6. Лепестки 11—13 мм дл., голубовато-фиолетовые. Цветоносы обычно в 2 или несколько раз длиннее кроющих листьев. Стебли в нижней части покрыты короткими изогнутыми или извитыми вниз отогнутыми волосками . . . . 3. *E. fumarioides*.
\+ Лепестки 8—9 (10) мм дл., светло-лиловые. Цветоносы обычно более или менее равны по длине кроющим листьям или незначительно их превышают. Стебли в нижней части покрыты густыми короткими и длинными прямыми вверх или вниз отогнутыми волосками . . . . 4. *E. stevenii*.

7(2). Все листья перисторассеченные . . . . 8.
+ По крайней мере нижние листья цельные или трехлопастные . . . . 12.
8. Доли листовых пластинок не низбегающие . . . . 9.
+ Доли листовых пластинок низбегающие, между ними обычно имеются маленькие лопасти . . . . 10.
9. Доли листовых пластинок обычно перистораздельные, с узкими конечными дольками. Лепестки 3—6 мм дл. Мерикарпии 4—5 мм дл., на верхушках с голыми ямками и бороздами под ними . . . . 12. *E. cicutarium*.
+ Доли листовых пластинок обычно перистолопастные, с довольно широкими конечными дольками. Лепестки 7—12 мм дл. Мерикарпии 5—6 мм дл., на верхушках с покрытыми короткими редкими железистыми волосками ямками и бороздами под ними . . . . 11. *E. moschatum*.
10. Все листья более или менее одинаково рассеченные; между крупными долями листовых пластинок всегда имеются маленькие промежуточные дольки. Длина чашелистиков (не считая острия) во время цветения 5—6 мм, плодоношения — (8) 10—12 (13) мм. Мерикарпии покрыты длинными нежелезистыми, сильно отклоненными волосками и очень короткими железистыми волосками, на верхушках с густо железисто-волосистыми ямками . . . . 7. *E. ciconium*.
+ Нижние стеблевые листья обычно значительно менее рассечены, чем средние и верхние; между крупными долями листовых пластинок изредка имеются маленькие промежуточные зубчики. Длина чашелистиков (не считая острия) во время цветения (3.5) 4—5 мм, во время плодоношения — 6—7 (8) мм. Мерикарпии покрыты нежелезистыми прилегающими волосками, на верхушках с голыми ямками . . . . 11.
11. Чашелистики с острием 1.0—2.5 мм дл. Прицветники у основания зонтиковидных соцветий в числе 4—7, узкояйцевидные или ланцетные, заостренные, густо- и длинноволосистые . . . . 8. *E. hoefftianum* (см. также ступень 12).
+ Чашелистики с острием (0.8) 1 мм дл. Прицветники у основания зонтиковидных соцветий в числе 2, округлые или широкояйцевидные, тупые, почти голые . . . . 9. *E. laciniatum*.
12(7). Носики плода (18) 20—35 мм дл. Лепестки розовые, 6—7 мм дл. Листовые пластинки в очертании яйцевидные, менее чем до половины перистораздельные или почти цельные. Мерикарпии на верхушке с покрытыми редкими железистыми волосками ямкой с бороздой под ней . . . . 10. *E. malacoides*.
+ Носик плода (45) 60—80 мм дл. Лепестки лиловые, 7—9 мм дл. Листовые пластинки в очертании ланцетные, яйцевидные, нередко почти вытянуто-трехугольные, глубоко (в нижней части практически до середины) перистораздельные. Мерикарпии на верхушке с голой ямкой, без борозды под ней . . . . 8. *E. hoefftianum* (см. также ступень 11).

1. *E. oxyrrhynchum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 133 Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 226; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 64; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 24; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 476; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 41.

Описан из восточной Грузии; лектотип (Новоселова, h. l.): «Caucasus, von Kodschori, Wilhelms» (LE! cum syntypis).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВЗ: Иорск.-Шек. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1973).

Юго-Зап. (вост. Турция, Сирия, Палестина, Аравия, сев. Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. и Центр. Азия; Сев. Африка.

2. *E. armenum* (Trautv.) Woronow, 1909, Тр. Петерб. бот. сада, 28, 3 : 432; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 68; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 28, табл. 5, рис. 2. —

E. absinthoides var. *armena* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 517. — *E. sosnowskianum* Fed. 1941, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 58, fig. 1; Гроссг. 1962, цит. соч. : 28. — *E. absinthoides* subsp. *armenum* (Trautv.) P. H. Davis, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 36; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 481. — *E. absinthoides* auct. non Willd. : Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 263, p. p., quoad syn. *E. absinthoides* var. *armena* Trautv.

Описан из Армении (гора Арагац); тип: «Alagös, 20 VII 1871, N 593, G. Radde» (LE! cum isotypis).

ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

Примечание. Нам не удалось изучить тип *E. sosnowskianum* Fed. (1941) (ERE), но изучение протолога этого вида, типа и протолога *E. armenum*, а также гербарных образцов последнего позволяет с большой уверенностью считать первое название синонимом второго. Основные отличия *E. sosnowskianum* от *E. armenum*, указанные в первоописании, — это небольшие размеры (5—10 см выс.) растения, «нитевидные» стебли, чашелистики «на вершине обычно почти без остроконечия, иногда с очень маленьким... остроконечием». Типовые экземпляры *E. armenum* имеют стебли 7—14 см выс. и 0.7—1.5 мм в диам., чашелистики с острием 0.5—1.0 мм. дл. Среди гербарных сборов этого вида часто встречаются низкорослые растения 5—15 см выс. с тонкими стеблями; чашелистики обычно с очень коротким острием (его длина не превышает 1 мм), иногда почти без него. Таким образом, ни один из отличительных признаков, указанных автором описания *E. sosnowskianum*, не позволяет с достоверностью отграничить этот вид от *E. armenum*.

3. *E. fumarioides* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 89; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 67; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 27. — *E. absinthoides* auct. non Willd.: Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 263, p. p., quoad syn. *E. fumarioides*.

Описан с Восточного Кавказа (Дагестан) «Ad rivulos alpinos montis Schahdagh»); тип: Н.

ЦК: Малк.; ВК : Ассо-Арг., В. Сул., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

4. *E. stevenii* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 132; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 66; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 27, табл. 6, рис. 2. — *E. stephanianum* auct. non Willd. : Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 272, p. p., quoad syn. *E. stevenii*.

Описан из Западного Предкавказья (окр. г. Ставрополя); лектотип (Новоселова, h. l.): «Caucasus, Stavropol, Steven» (LE! cum isolectotypis).

ЗП : З. Ставр.; ВП: В. Ставр.

Указан для ВП : Тер.-Кум. (Гроссгейм, 1962; Галушко, 1980).

Эндемик.

5. *E. anthemifolium* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 131; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 68, «*E. anthemidifolium*»; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 27. — *E. absinthoides* auct non Willd. : Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 263, p. p., quoad syn. *E anthemifolium*.

Описан из Грузии; лектотип (Новоселова, h. l.): «Ex Iberia, 1806, Steven» (LE! cum isolectotypo).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

Примечание. Вид известен только по типовым экземплярам из Грузии (по предложению Ю. Н. Воронова (1912), все они собраны в окр. г. Горн). Среди изученных нами гербарных образцов многолетних видов *Erodium* с территории Кавказа растения с таким типом опушения, как у *E. anthemifolium* (см. ключ), отсутствуют.

6. *E. schemachense* Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 10; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 67; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 27.

Описан из Восточного Кавказа («Таза-зарат × Караятах»); тип: ВАК?

ВК : Кубин.

Эндемик.

Примечание. Вид известен по типовым экземплярам и крайне малочисленным сборам с соседних с locus classicus территорий. Гербарных экземпляров *E. schemachense* мы не видели.

7. *E. ciconium* (L.) L'Her. 1789, in Ait. Hort. Kew. 2 : 415; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 260; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 71; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 26; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 479; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2 : 201; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 48; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 386. — *Geranium ciconium* L. 1755, Cent. Pl. 1 : 21. — *Erodium ciconium* var. *turcmenum* Litv. 1907, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 3 : 119 (Pl. Turcoman. II). — *E. turcmenum* (Litv.) Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк. : 174; Гроссг. 1962, цит. соч. : 26.

Описан из Южной Европы («Habitat in Europa australi, Valesia, Italiae, Monspelii»): тип: Herb. Linn. N 858.53 (LINN, photo — LE!).

ЗП : Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП : Тер.-Кум., Тер.-Сулак; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ВК : Ассо-Арг., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВП : В. Ставр. (Галушко, 1980; Танфильев, Кононов, 1987); ЦК: В. Кум. (Танфильев, Кононов, 1987); ВК : В. Сул. (Гроссгейм, 1962; Галушко, 1980); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1962); ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1962; Аветисян, 1973).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (заносное) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, сев. Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан) и Ср. Азия; Сев. Африка; Сев. Америка (заносное).

Примечание. Описывая *E. ciconium* var. *turcmenum*, Д. И. Литвинов (1907) отметил, что эта разновидность отличается от типовой более рассеченными листовыми пластинками. А. А. Гроссгейм (1949), возводя var. *turcmenum* в ранг вида, указал, кроме того, что это растение «густо железисто-пушистое», тогда как *E. ciconium* s. str. — «мало железистое». Изучив обширный гербарный материал по *E. ciconium* s. l. с территории Кавказа, мы обнаружили, что степень рассечения листовых пластинок и характер опушения не связаны между собой и могут варьировать совершенно независимо. Отсутствует и какая-либо четкая географическая приуроченность растений, обладающих хотя бы одним из названных выше признаков. Исходя из этого мы полагаем, что *E. ciconium* var. *turcmenum* — это экологическая форма, приуроченная к более сухим и солнечным местообитаниям.

Нами был исследован типовой материал по *E. ciconium* var. *turcmenum*, и мы выбираем здесь лектотип этого названия (Новоселова, h. l.): «Plantae Turcomaniae, Krassnowodsk, 8 V 1900, N 893, D. Litwinow» (LE! cum isolectotypo et syntypis).

8. *E. hoefftianum* C. A. Mey. 1855, Mém. Acad. Sci. Pétersb. ser. 6, 9, 2, 7 : 3; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 255; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 70; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 26; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 478; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2 : 201; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran 69 : 46; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 386.

Описан из Восточного Предкавказья (устье р. Терек); тип: «Pr. Kisljar, 1849, legit Dr. Hoefft» (LE!).

ЗП : З. Ставр.; ВП : Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ЦК: В. Тер.; ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЮЗ: Нах. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962; Аветисян, 1973).

Центр. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, сев. Иран) и Ср. Азия.

9. *E. laciniatum* (Cav.) Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 633; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 241; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 480; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2 : 200; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 54; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 387. — *Geranium laciniatum* Cav. 1787, Monad. Class. Diss. Dec. 4 : 228, tab. 113, fig. 3. — *Erodium strigosum* Kar. ex Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 475; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 70; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 24.

Описан из Северной Африки («Mauritania, D. de Jussieu»); тип: MA.

ВЗ: Ширв., Н. Кур.; Т.

Указан для ВК : Ман.-Самур. (Гроссгейм, 1962).

Вост. Европа (заносное); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран, Пакистан); Сев. Африка.

Примечание. Тщательное изучение гербарных материалов *E. laciniatum* из Европы и Азии, а также типового материала *E. strigosum* и относимых к этому виду растений с территории Кавказа позволило нам сделать вывод о том, что данные названия являются синонимами.

Мы выбираем здесь лектотип *E. strigosum* (Новоселова, h. l.): «Talüsch, [Karelin]» (LE! cum syntypis).

Отметим, что в Средней Азии (Туркмения), вопреки данным М. М. Набиева (1983), встречается не *E. laciniatum*, а *E. pulverulentum* (Cav.) Willd., который хорошо отличается от первого вида нежелезистым опушением из извитых волосков (а не обычно железистым, из прямых, иногда несколько изогнутых волосков), белыми, бледно-зелеными или слегка коричневатыми волосистыми прицветниками в числе 2—4 (а не коричневыми, почти голыми, обычно в числе 2), чашелистиками почти без остроконечия (а не с остроконечием (0.5) 1—2 мм дл.).

10. *E. malacoides* (L.) L'Her. 1789, in Ait. Hort. Kew. 2 : 415; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 245; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 69; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 24, табл. 5, рис. 3; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 480; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2 : 200; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 50; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 387. — *Geranium malacoides* L. 1753, Sp. Pl. : 680.

Описан из Европы («Habitat in Italiae, G. narbonensis, Anglia maritimus»); лектотип (P. H. Davis, 1967): Herb. Cliff.

ВК : Ман.-Самур.; ВЗ: Ширв., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.

Указан для ВП : Тер.-Кум., Тер.-Сулак. (Галушко, 1980); ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; Т. (Кадыров, 1955).

Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Пакистан) и Ср. Азия; Сев. Америка (заносное).

11. *E. moschatum* (L.) L'Her. 1789, in Ait. Hort. Kew. 2 : 414; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 281; P. H Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 486; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2 : 203; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 55; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 387. — *Geranium cicutarium* L. var. *moschatum* L. 1753, Sp. Pl. : 680.

Описан из Европы («Habitat in Europae sterilibus cultis»); тип: Herb. Linn. N 858.44 (LINN, photo — LE!).

ВЗ: Ширв.; Т.

Атл., Центр. и Вост. (заносное) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, сев. Ирак, зап. и южн. Иран); Сев., Вост. (заносное) и Южн. (заносное) Африка; Северная Америка (заносное); Австралия (заносное).

Примечание. Для территории Кавказа вид приводится впервые. Он обнаружен нами среди неопределенных образцов.

12. *E. cicutarium* (L.) L'Her. 1789, in Ait. Hort. Kew. 2 : 414; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 274; Введ. 1949, Фл. СССР, 14 : 71; Гроссг. 1962, Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 28, табл. 6, рис. 1; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 485; D. A. Webb a. Chater,1968, Fl. Europ. 2 : 202; Schönbeck-Temesy, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 69 : 57; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 387. — *Geranium cicutarium* L. 1753, Sp. Pl. : 680. — *E. cicutarium* subsp. *zairae* Khokhr. 1992, Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. отд. биол. 97, 6 : 98.

Описан из Европы («Habitat in Europae sterilibus cultis»); тип: Herb. Linn. N 858.43 (LINN, photo — LE!).

ЗП : Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП : В. Ставр., Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК : Ассо-Арг., В. Сулак.; Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан, Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Галушко, 1980); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гагнидзе, Кемуляриа-Натадзе, 1985); ЦЗ: Лори (Аветисян, 1973); ВЗ: Мург.-Муровд., Караб. (Кадыров, 1955); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1973).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост., Юго-Вост., Южн. Азия; Сев.-Зап. и Вост. (заносное) Африка; Северная Америка (заносное); Австралия (заносное).

Примечание. *E. cicutarium* subsp. *zairae* Khokhr. (Хохряков, 1992), на наш взгляд, не заслуживает выделения в качестве самостоятельного таксона. Отличительные признаки, указанные автором в первоописании (прямостоячие вертикальные стебли, отходящие в небольшом числе (2—3, редко 5)), наблюдаются и у растений *E. cicutarium*, произрастающих как на территории Кавказа, так и за ее пределами. Никакой географической приуроченности в распространении растений с названными признаками нам обнаружить не удалось.

Ю. Н. Воронов (1912), А. А. Гроссгейм (1932) и А. И. Введенский (1949) приводили для Кавказа еще несколько видов рода *Erodium* : *E. chium* (Burm. fil.) Willd., *E. gruinum* (L.) L'Her. и *E. ruthenicum* Bieb. Для изучаемой территории все они известны по единичным сборам с недостоверными этикетками, поэтому перечисленные выше авторы считали их произрастание на Кавказе весьма сомнительным. Новыми сборами нахождение этих видов на территории Кавказа не подтверждается

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 97-04-48933) и в рамках Подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Сем. *Geraniaceae*, Гераниевые // Флора Армении. Ереван, 1973. Т. 6 С. 211—230.

Введенский А. И. Род Журавельник — *Erodium* L'Her. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14 С. 63—72.

Воронов Ю. Н. Geraniaceae // Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1912. Ч. 3. Вып. 7. С. 1—113.

Гагнидзе Р. И., Кемулярна-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (западная Грузия). Тбилиси, 1985. 148 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 351 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1962. Т. 6. 424 с.

Кадыров Г. М. Сем. *Geraniaceae* — Гераниевые // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 27—55.

Литвинов Д. И. Растения Закаспийской области, выпуск II // Тр. Бот. музея Акад. наук. 1907. Вып. 3. С. 94—125.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Набиев М. М. Сем. *Geraniaceae* — Гераниевые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 6—18.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Федоров А. А. Четыре новых вида растений флоры Армении // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1941. Вып. 10. С. 58—69.

Хохряков А. П. Новые таксоны растений с Кавказа и новые номенклатурные комбинации // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 6. С. 97—99.

Davis P. H. Erodium L'Herit // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 475—487.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 XI 1997

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479)

© Н. Н. Портениер

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

N. N. PORTENIER. FLORISTIC FINDINGS IN THE WESTERN CAUCASUS

Впервые для Северного Кавказа приводятся *Blackstonia perfoliata* и *Spiranthes spiralis*.

В 1995 г. во время работы автора в российско-американской экспедиции, организованной Всероссийским институтом растениеводства им. Н. И. Вавилова, был сделан ряд флористических находок. О наиболее интересных из них сообщается в настоящей публикации.

Gentianaceae

Blackstonia perfoliata (L.) Huds. Краснодарский край, Апшеронский р-н, близ пос. Мезмай, 44°10′ с. ш., 39°56′ в. д., около 1200 м над ур. м., у ручья на прогалине широколиственного леса, 12 IX 1995, Н. Н. Портениер (LE).

Ареал этого вида охватывает южную половину Атлантической и Центральной Европы, Средиземноморье, Крым (южный берег), Западное Закавказье (на север до г. Туапсе), Западную Азию (Турцию и Ирак). Для Северного Кавказа этот вид ранее не приводился (Гроссгейм, 1949; Долуханов, 1967; Галушко, 1980; Цвелев, 1993). Найденное нами местонахождение является крайней северо-восточной точкой ареала.

Orchidaceae

Spiranthes spiralis (L.) Chevall. Западный Кавказ, в 20 км к юго-западу от г. Майкопа, близ автострады на г. Апшеронск, 44°29′ с. ш., 39°56′ в. д., около 300 м над ур. м., послелесный сенокосный луг в поясе широколиственных лесов, 19 IX 1995, Н. Н. Портениер (LE).

Ареал этого вида в общем весьма сходен с ареалом *Blackstonia perfoliata*, но на востоке включает в себя Талыш и северный Иран. На Кавказе известен из Западного (на север до г. Сочи) и Центрального Закавказья, а для Северного Кавказа ранее не приводился (Гроссгейм, 1940, 1949; Галушко, 1978; Михеев, 1988; Аверьянов, 1994; Сергеева, 1994). Вероятно, *Spiranthes spiralis* довольно широко распространен на Западном Кавказе. Так, в 1996 г. Г. Ю. Конечная и А. О. Хааре обнаружили его местообитание на южной окраине г. Хадыженска (пос. Травалев). Вид внесен в «Красную книгу РСФСР» (1988) и в «Красную книгу Краснодарского края» (1994).

Автор благодарит Л. В. Аверьянова, Т. Н. Попову и Н. Н. Цвелева за консультации и выражает свою искреннюю признательность А. Н. Афонину за любезное приглашение участвовать в работе организованной им экспедиции, за предоставленную возможность и созданные благоприятные условия для проведения полевых флористических исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Обзор видов семейства *Orchidaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 108—127.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 352 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1940. Т. 2. 284. [144], XIV с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Долуханов А. Г. *Gentianaceae* Juss. — Горечавковые // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 202—217.

Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Краснодар, 1994. 285 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Михеев А. Д. Скрученник спиральный *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. // Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. С. 332—333.

Сергеева В. В. Скрученник спиральный (осенний) *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. // Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Краснодар, 1994. С. 95—96.

Цвелев Н. Н. Обзор видов семейства *Gentianaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 131—138.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 VI 1997

УДК 581.9 (470.51) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© О. Г. Баранова, А. Н. Пузырев

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В УДМУРТИИ

O. G. BARANOVA, A. N. PUZIRJEV. FLORISTIC RECORDS IN THE UDMURTIA

Приведены сведения о местонахождениях и местообитаниях 6 новых для Удмуртии аборигенных видов растений.

Исследования флоры Удмуртии последних лет позволили выявить местонахождения нескольких новых аборигенных видов. Некоторые из обнаруженных видов (*Festuca regeliana, Thesium arvense*) были известны в республике и ранее, но только в качестве адвентивных (Туганаев, Пузырев, 1988; Баранова и др., 1992). Данные о распространении всех этих видов в Удмуртии приводим ниже, при этом их названия даем по С. К. Черепанову (1995).

Festuca regeliana Pavl. Многочисленные естественные местонахождения овсяницы обнаружены нами в 1993—1996 гг. в Каракулинском, Сарапульском и Завьяловском районах, причем все они приурочены к долине р. Камы. Только в 1996 г. этот вид был выявлен в целом ряде мест между с. Гольяны Завьяловского р-на и с. Нечкино Сарапульского р-на. Наиболее типичными естественными местообитаниями овсяницы в Удмуртии являются луга у подножия правого коренного берега, края ручьев, слабозадернованные участки в редких зарослях прибрежных ив. Нередко вид встречается в республике вдоль железных и автомобильных дорог, на пустырях, выращивается в качестве декоративного газонного растения или в качестве кормового растения на сеяных лугах. В сопредельных областях известен из Башкортостана и Татарстана (Определитель..., 1979; Определитель..., 1988).

Lycopodiella inundata (L.) Holub. Якшур-Бодьинский р-н, в 2 км восточнее пос. Канифольный, на дне выработанного песчаного карьера, 24 VIII 1995, О. Баранова.

Вид отмечен в нескольких заросших другими редкими влаголюбивыми растениями карьерах, где он покрывает почти всю поверхность почвы, развиваясь массово.

Hedysarum alpinum L. Несколько вегетирующих экземпляров найдено на лесном низинном болоте в 1.5 км восточнее пос. Шолья Камбарского р-на, 9 VI 1995, О. Баранова. Авторы выражают свою благодарность Р. В. Камелину за определение вида.

Omphalodes scorpioides (Haenke) Schrank. В большом количестве особей обнаружен нами (июнь 1996 г.) в 2 км севернее с. Нечкино Сарапульского р-на, где он произрастает на верхней части склона правого коренного берега р. Камы, в тенистом пихтово-липовом лесу с *Corylus avellana, Acer platanoides, Ulmus scabra* и др. В разреженном травостое (общее проективное покрытие — 10—30 %, господствуют *Chelidonium majus, Aegopodium podagraria, Lamium maculatum, Asarum europaeum*) он покрывает примерно до 1 % поверхности почвы, обильно цветет и плодоносит. Обилие пупочника возрастает по склонам небольших понижений с ручьями. На востоке Европейской России вид встречается довольно редко, известен из соседних Пермской обл., Башкортостана и Татарстана (Определитель..., 1979; Определитель..., 1988; Определитель..., 1994).

Petasites radiatus (J. F. Gmel.) Toman. Небольшая популяция найдена в Воткинском р-не, в 6 км севернее д. Беркуты: устье ручья на берегу р. Камы, 10 VI 1996, О. Баранова. Сибирский вид, имеющий на территории Удмуртии, вероятно, одно из самых юго-западных местонахождений. В «Определителе сосудистых растений Среднего Урала» (1994) указан для соседней Пермской обл. — по галечникам быстротекущих рек. Отмечен в Башкортостане.

Thesium arvense Horvatovszky. Завьяловский р-н, в 0.5 км южнее д. Макарово, подножие правого коренного берега р. Камы, лужайка, VI 1996, А. Пузырев, О. Баранова. Еще 1—2 экземпляра были найдены несколько выше, в нижней части откоса берега р. Камы на глинистой почве по краю сосняка. Ранее был обнаружен на ж.-д. насыпи у ст. Кечево Малопургинского р-на. Редко встречается в Татарстане (Определитель..., 1979).

Образцы указанных выше видов растений хранятся в гербарии кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского государственного университета. Дублетные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова в г. Санкт-Петербурге (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Пузырев А. Н., Ильминских Н. Г., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Ч. 1. 316 с.

Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. 371 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 526 с.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 124 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Удмуртский
государственный университет
Ижевск

Получено 22 V 1997

УДК 581.9 (470.41) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© А. П. Ситников, Э. И. Байбаков, Т. В. Рогова, В. Е. Прохоров

О НАХОДКАХ НОВОГО И РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН

A. P. SITNYKOV, E. I. BAIBAKOV, T. V. ROGOVA, V. E. PROKHOROV. ON RECORDS OF THE NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN TATARSTAN REPUBLIC

Приведены данные о находках 1 нового вида и новых местонахождений 10 редких видов растений на территории Татарстана.

В ходе экспедиционных и учебных выездов на территории Республики Татарстан (РТ) в период с 1981 по 1996 г. были обнаружены новый для республики вид *Salicornia perennans* и новые местонахождения редких видов растений. Все образцы собраны авторами статьи или под их руководством студентами во время летней учебной практики (в последнем случае при цитировании этикетки указывается коллектор). Названия растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) и расположены согласно системе Энглера.

Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr. Лаишевский р-н, Сараловский участок (уч.) Волжско-Камского государственного заповедника (ВКГЗ), кв. 35, разнотравно-щучковый сенокосный луг, 8 VIII 1996.

Ранее указывался для Раифского участка ВКГЗ (Список..., 1968). В последние годы был обнаружен только однажды в елово-широколиственном лесу в окрестностях о. п. «774-й км» Горьковской ж. д. студенткой У. Лихнер, 4 VII 1985. Как редкий вид отмечается на сопредельных территориях (Ефимова, 1972; Клиросова, 1975; Назирова, 1988; Абрамов, 1989; Благовещенский, Раков, 1994).

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. Высокогорский р-н, Пригородный лесхоз, Высокогорское лесничество, кв. 58, овраг Ирбицкий, склон северной экспозиции около 40°, березняк костяничный, 14 VIII 1996.

Ранее этот вид был найден П. Н. Крыловым в 1883 г. в кв. 35 Раифского лесничества, ныне относящегося к ВКГЗ (Список..., 1968). Позднее, в 1966 г., был повторно обнаружен И. И. Гараниной (1968) в кв. 49 Раифского лесничества. В соседних областях и республиках также редок (Минибаев, 1988а; Абрамов, 1989; Благовещенский, Раков, 1994; Список..., 1994; Определитель..., 1995).

Triglochin maritimum L. Бавлинский р-н, 300 м севернее д. Уба, по краю водоема, 11 VIII 1996.

До настоящего времени был достоверно известен из 2 точек (Ситников, 1995).

Gladiolus tenuis Bieb. За последние годы обнаружены 2 новых местонахождения вида: 1) Бугульминский р-н, около 1 км на запад от пос. Иркен, правый берег р. Зай-Каратай, на краю недавно вспаханного поля, вблизи реки, 22 VI 1981; 2) Алькеевский р-н, между с. Юхмачи и с. Аппаково, правый берег р. Малый Черемшан, сырой луг между полем и ивняками, 22 VI 1996, № 215.

Ранее рассматривался в составе *Gladiolus imbricatus* L. (Черняковская, 1935), но позднее снова выделен Н. Н. Цвелевым (1979) в качестве самостоятельного вида. В гербарии KAZ имеются материалы, определенные как *G. imbricatus*, из 9 пунктов на территории РТ, в большинстве это находки более чем 30-летней давности. По нашему мнению, все они относятся к *G. tenuis*.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. Зеленодольский р-н, с. Ильинское, Ильинская балка, пушицево-сфагновая сплавина, 24 VII 1996.

Единственная достоверная находка этого вида на территории РТ была сделана в кв. 70 Раифского леса (ныне ВКГЗ) 27 VII 1925 г. Л. Васильевой (2 гербарных листа, KAZ). Имеются также неподтвержденные сведения о находках вида на сфагновом болоте в Раифском участке ВКГЗ и у оз. Светлое Зеленодольского р-на (Иванова и др., 1972). Вид является редким в центре Европейской России (Определитель..., 1995) и соседних регионах. Только недавно был обнаружен на территории Удмуртии (Баранова, Тарасова, 1995).

Corallorhiza trifida Chatel. Зеленодольский р-н, с. Ильинское, Ильинская балка, северная часть, 23 VII 1996, М. Яцык.

Единственная документированная точка — кв. 70 Раифского лесничества ВКГЗ, А. Г. Смирнов, 1967 и 1970 гг. В пределах центра Европейской России встречается почти во всех областях (Определитель..., 1995), но на сопредельных территориях либо не указывается, либо редок (Ефимова, 1972; Александров, 1975; Гуфранова, Кучеров, 1988; Абрамов, 1989; Список..., 1994).

Urtica cannabina L. Зеленодольский р-н, станция «Обсерватория» Горьковской ж. д., 14 VII 1984, Лотфуллина.

Ранее вид отмечался только в Кукморском р-не, д. Саз-Тамак (Смирнов, 1979) и в г. Казани (Ильминских, Шадрин, 1982). Как заносный вид отмечается в Заволжье и Среднем Поволжье (Терехов, 1969), Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), Башкирии (Минибаев, 1988б).

Salicornia perennans Willd. Бавлинский р-н, 300 м севернее д. Уба, 3—5 м от нефтяной качалки, 11 VIII 1996.

Для РТ указывается впервые. Ранее включался в состав *Salicornia europaea* L., но снова выделен Цвелевым (1996). Встречается в регионах восточнее и юго-восточнее границ РТ (Терехов, 1969; Алексеев, 1988).

Anemonoides altaica (C. A. Mey.) Holub. Рыбно-Слободский р-н, д. Бол. Машляк, 3 км восточнее моста через р. Шумбут, 112 км по новой челнинской дороге, Усалинское лесничество, редкий березняк с примесью липы, 5 V 1992.

Достоверно известен из 4 точек на территории Предкамья РТ (Марков, 1995). Ранее указывался для 3 пунктов Закамья РТ (Булич, 1929). Встречается в окр. г. Елабуги (О. В. Бакин, личное сообщение). Довольно обычен на Южном Урале и в Приуралье (Горчаковский, Шурова, 1982); западнее считается редким (Шабалина, 1975; Гуфранова, 1988; Плаксина, 1990). Включен в список растений, нуждающихся в охране в пределах центра европейской части СССР (Тихомиров, 1981).

Gentiana pneumonanthe L. Лаишевский р-н, д. Чистое Озеро, восточнее автомобильной дороги на Орловку, сырой луг среди сосновых посадок, 25 VII 1989.

Последние документированные находки этого вида в РТ датируются не позднее 1965 г. В Башкирии довольно обыкновенное растение (Кучеров, 1988), но в других соседних областях и республиках считается редким видом (Рябинина, 1985; Абрамов, 1989; Плаксина, 1992; Благовещенский, Раков, 1994).

Senecio schvetzovii Korsh. Апастовский р-н, памятник природы Гран-Тау, правобережье р. Улема, восточнее с. Чур-Барышево (Чир-Бураш), Тюбяк-Черковское лесничество Буинского лесхоза, кв. 7, склон южной экспозиции, остепненный луг, 10 VII 1996.

Впервые отмечается в Предволжье, но в закамских районах РТ встречается относительно нередко. По территории РТ проходит граница распространения вида, и указанный пункт является наиболее северной точкой. Ближайшие местонахождения в Волжско-Донском флористическом районе расположены на юге Чувашии (Куданова, 1965) и севере Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994).

Собранные образцы хранятся в Гербарии Казанского государственного университета (KAZ), дубликат нового для республики вида передан в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Александров Ф. А. Сем. Орхидные — *Orchidaceae* // Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. С. 188—205.

Алексеев Ю. Е. Сем. *Chenopodiaceae* Vent. — Маревые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 235—256.

Баранова О. Г., Тарасова Е. М. О новых и редких растениях во флоре Вятско-Камского региона // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 110—113.

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Булич А. Три местонахождения алтайской ветреницы (*Anemone nemorosa* subsp. *altaica* Korsch. — *Anemone altaica* Fisch.) в Чистопольском кантоне ТАССР // Тр. студенческого научного кружка «Любители природы» в г. Казани. Казань, 1929. Вып. 3. С. 147—148.

Гаранина И. И. Некоторые предварительные итоги изучения флоры Раифского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. зап-ка. [Казань], 1968. Вып. 1. С. 60—68.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Гуфранова И. Б. Сем. *Ranunculaceae* Juss. — Лютиковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 284—303.

Гуфранова И. Б., Кучеров Е. В. Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые, Орхидные // Там же. 1988. С. 195—209.

Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск, 1972. 224 с.

Иванова Р. Г., Смирнов А. Г., Туганаев В. В. Флористические находки в Татарской АССР // Нов. сист. высш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 299—300.

Ильминских Н. Г., Шадрин В. А. О некоторых редких и новых растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1426—1428.

Клиросова В. П. Сем. Ужовниковые — *Ophioglossaceae* // Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. С. 42—44.

Куданова З. М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, 1965. 345 с.

Кучеров Е. В. Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 192—195.

Марков М. В. *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub // Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. С. 354.

Минибаев Р. Г. Сем. *Huperziaceae* Rothm. — Баранцовые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988а. С. 61—62.

Минибаев Р. Г. Сем. *Urticaceae* Juss. — Крапивные // Там же. 1988б. С. 223—225.

Назирова З. М. Сем. *Ophioglossaceae* (R. Br.) Agardh — Ужовниковые // Там же. 1988. С. 53—55.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М., 1995. 560 с.

Плаксина Т. И. Реликтовые, эндемичные, редкие и исчезающие растения Куйбышевской области // Природа Куйбышевской области. Куйбышев, 1990. С. 235—296.

Плаксина Т. И. Сосудистые растения Жигулевского заповедника (Аннотированный список видов). М., 1992. 89 с.

Рябинина З. Н. Изучение и организация охраны редких и исчезающих видов растений Оренбургской области // Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование. Уфа, 1985. С. 29—38.

Ситников А. П. *Triglochin maritimum* L. // Красная книга Республики Татарстан. Казань. 1995. С. 286—287.

Смирнов А. Г. Сем. *Urticaceae* — Крапивные // Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. С. 124.

Список редких и исчезающих растений и животных Чувашской Республики по состоянию на 1 июля 1991 г. // Экологический вестник Чувашии (Информационно-справочный бюллетень). Чебоксары, 1994. Вып. 4. С. 101—110.

Список сосудистых растений Раифского леса, составленный Л. Н. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой (по материалам исследований 1925 г.), дополненный данными А. П. Ильинского (1943 г.) // Тр. Волжско-Камского гос. зап-ка. [Казань], 1968. Вып. 1. С. 40—59.

Терехов А. Ф. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев, 1969. 463 с.

Тихомиров В. Н. IV. Центр европейской части СССР // Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. С. 179—182.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Цвелев Н. Н. Сем. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 292—311.

Цвелев Н. Н. Род Солерос — *Salicornia* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 73—74.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Черняковская Е. Г. Род Шпажник — *Gladiolus* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 578—588.

Шабалина И. А. Сем. Лютиковые — *Ranunculaceae* // Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 2. С. 27—45.

Казанский
государственный университет

Получено 18 II 1997

УДК 581. 9 (571.5)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

© М. М. Иванова, М. Г. Азовский

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БУРЯТИИ И ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ

M. M. IVANOVA, M. G. AZOVSKI. FLORISTIC RECORDS IN BURYATIA AND IRKUTSK REGION

Приведены сведения о новых местонахождениях 31 вида растений, редких для Бурятии и Иркутской обл.

Нами были обработаны наши сборы 1989—1994 гг. из Прибайкалья, некоторые сборы более ранних лет, а также материалы других коллекторов, хранящиеся в Новосибирске и Иркутске. В результате выявлены новые местонахождения 31 вида растений, редко встречающихся в Центральной Сибири.

1. *Lycopodium juniperoideum* Sw. В Центральной Сибири редок, особенно в Иркутской обл. Наша находка расположена близ западной границы ареала. Ближайшее местонахождение — ст. Шарыжалгай на Кругобайкальской железной дороге (Зарубин и др., 1989).

Иркутская обл., Слюдянский р-н, истоки правого притока р. Бол. Половинная, сосняк с брусникой на склоне к болотистой равнине, 28 V 1994, М. Иванова.

2. *Isoëtes setacea* Durieu. Изредка встречается в Центральной Сибири (Попов, 1951, 1957; Дулепова, Владимирова, 1968; Иванова, 1978, 1979а, 1981; Азовский, 1981, 1983, 1984, 1986; Лащинский, Троицкая, 1992). Приводим новые местонахождения полушника, расположенные в 40—45 км от оз. Кунерма.

Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, бассейн р. Киренги, оз. Дальнее на р. Окунайка, 23 VIII 1989, М. Азовский; оз. Дургань, 25 VIII 1989, он же.

3. *Camptosorus sibiricus* Rupr. В Центральной Сибири редок. На оз. Байкал до сих пор не отмечался. Ближайшее местонахождение к нашей находке — с. Тибельти.

Оз. Байкал, юго-западное побережье, село Бол. Коты, нижняя часть левого склона пади р. Бол. Коты, в нише скалы, 10 X 1993, М. Иванова.

4. *Potamogeton crispus* L. Космополитный вид, однако для Иркутской обл. Л. И. Кашиной (1988) не приводится. Укажем 2 местонахождения по старым сборам ботаников Лимнологического института СО РАН.

Иркутская обл., р. Ангара, Шаманское расширение ниже г. Братска, 10 VII 1974, В. Паутова; Ольхонский р-н, о-в Ольхон на оз. Байкал, оз. Загли-Нур, 12 VII 1974, П. Гагарин.

5. *Hordeum jubatum* L. Сорное растение, известное для южного побережья Байкала и окр. г. Иркутска (Пешкова, 1979а, 1990). Обнаружено нами на восточном побережье озера.

Бурятия, пос. Усть-Баргузин, обочина дороги, 15 IX 1990, М. Азовский.

6. *Montia fontana* L. В Центральной Сибири известен с южной части Прибайкалья (Пешкова, 1979б; Зарубин и др., 1989). В гербарии Центрально-сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС) (г. Новосибирск) также имеются образцы с южного и юго-западного побережий озера (р. Мантуриха, окр. ст. Мишиха, ст. Утулик, г. Слюдянка, исток р. Ангары). Кроме того, монция указывается для курорта Ургучан близ ст. Приисковая (Иванова, 1991). На Кругобайкальской железной дороге собран нами в следующих пунктах: ст. Половинка, устье р. Шарыжалгай, Большая Крутая губа, Темная падь, с. Култук (ручей Тиганиха). Укажем еще 3 находки монции, удаленные от вышеперечисленных пунктов.

Г. Иркутск, устье р. Ушаковки (левый берег), на сыром галечнике, 19 VII 1990, М. Иванова.

Оз. Байкал, пос. Листвепничное, падь Крестовка, по ручью близ церкви, 18 VII 1991, М. Иванова; с. Посольск, берег Посольского сора, 20 VII 1992, она же.

7. *Aconitum popovii* Steinb. et Schischk. ex Sipliv. Известен только с Тункинского хребта: р.Хубута, верховья р. Ихе-Огун, р. Ула-Гол (Фризен, 1993). Приводим новое местонахождение.

Восточный Саян, Тункинский хребет, в истоках р. Бол. Харимты, под перевалом Трех декабристов из р. Архут, 1 VIII 1991, В. Д. Избеков.

8. *A. sukaczevii* Steinb. Эндемик южного Прибайкалья. Показан для р. Слюдянки, пади Улюнтуй и р. Бабха (Малышев, Пешкова, 1979). Приводим новые находки из окр. г. Слюдянка.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, окр. г. Слюдянка, р. Похабиха, левый борт долины, разнотравный молодой березняк на крутом склоне, 24 IX 1991, М. Иванова; правый борт р. Похабихи, на склоне, 23 IX 1991, она же; левый склон к р. Похабихе, 23 IX 1991, она же; остановочный ж.-д. пункт «Садовый» близ с. Буровщина, в распадке, 3 X 1991, она же.

9. *Thalictrum alpinum* L. В Центральной Сибири свойствен высокогорьям Саян, Хамар-Дабана и Станового нагорья. Отмечен нами в долине р. Лены, где является, по-видимому, реликтом ледниковой эпохи.

Иркутская обл., Качугский р-н, окр. с. Верхоленск близ д. Ремезово, правобережье р. Лены, кочкарное осоковое болото на берегу старицы, 10 VI 1989, М. Иванова.

10. *Menispermum dahuricum* DC. К западу от Яблонова хребта встречается редко. Известен для ряда мест Прибайкалья (Малышев, Пешкова, 1979). Приводим новые местонахождения.

Оз. Байкал, западное побережье, в 3 км на север от пос. Бол. Голоустное, на курумнике, 11 VIII 1989, М. Азовский, В. Моложников; р. Голоустная у с. Кочергат, на крутом щебнистом склоне плитчатого сланца, 8 IX 1989, М. Иванова.

Иркутская обл., долина р. Иркут, между р. Взъемной и с. Введенщина: в 1 км выше пади Широкой; ключ Бурлик; ключ Березовый; правобережье р. Иркут в 2 км выше с. Введенщина.

11. *Subularia aquatica* L. В пределах Центральной Сибири указывается для северного Прибайкалья (Иванова, 1979а; Пешкова, 1979в; Азовский, 1981, 1984). Новые местонахождения расположены в 40—45 км северо-западнее оз. Кунерма.

Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, бассейн р. Киренги, оз. Дальнее на р. Окунайке, 23 VIII 1989, М. Азовский; оз. Дургань, 25 VIII 1989, он же.

12. *Sedum hybridum* L. Распространен в нижних поясах гор Алтая, Кузнецкого Алатау и Восточного Саяна (Иванова, 1979б). Наша находка одна из самых восточных.

Иркутская обл., р. Уда близ г. Нижнеудинска, правый берег, на глыбах камней, 25 VIII 1984, М. Иванова.

13. *Rosa davurica* Pall. Распространен в Южном Забайкалье, отдельные местонахождения отмечены в Якутии (Положий, 1988). Наша находка является самой северной в Центральной Сибири.

Бурятия, оз. Байкал, северо-восточное побережье, тропа из бухты Аяя на оз. Фролиха, высокотравье на сыром склоне, 25 VII 1991, М. Иванова.

14. *Astragalus olchonensis* Gontsch. Эндемик о-ва Ольхон на оз. Байкал, отмечен по западному берегу острова (бухты Песчаная, Нюргонская, мыс Харалдай) (Малышев, Пешкова, 1979). Новое местообитание находится к югу от последнего пункта.

Оз. Байкал, о-в Ольхон, берег Курайского залива в 2 км к северу от пос. Хужир, на песчаных дюнах, 18 VII 1984, М. Иванова; там же, 30 VII 1986, М. Иванова, Г. Семенова.

15. *A. sericeocanus* Gontsch. Эндемик песчаных берегов Северного Байкала. Известен с восточного побережья (между селами Гремячинск и Турка) и с северной оконечности оз. Байкал — о-в Ярки (Пешкова, 1979г). По нашим наблюдениям, северобайкальская часть ареала охватывает также о-в Миллионный и Дагарскую бухту. Уточняя местонахождения на восточном побережье, М. Иванова обнаружила этот вид на мысу Песчаном в 5 км от с. Турка (в сторону с. Гремячинск). Приводим новые местонахождения.

Оз. Байкал, северо-восточное побережье, бухта Туколарда к северу от бухты Хакусы, на вершине песчаного берегового вала, 23 VII 1989, М. Иванова; северо-западное побережье, г. Северобайкальск, на песчаном пляже, 12 VII 1994, она же.

16. *Euonymus sacrosancta* Koidz. В Сибири — реликт третичного неморального комплекса (Редкие..., 1980). Известен из окр. пос. Нерчинский Завод в Читинской обл. (Пешкова, 1968), р. Маргасан близ с. Зун-Мурино (Байков, 1996) и в ущелье р. Иркут между селами Быстрая и Моты в 7—13 км ниже устья пади Широкой (Малышев, 1957). Нами найден тоже в ущелье р. Иркут в двух близко расположенных участках.

Иркутская обл., левобережье р. Иркут, между с. Быстрая и с. Шаманка, в 4—5 км выше устья пади Широкой, речная терраса, редкостойный березово-сосновый лес, 24 IX 1990, М. Иванова; там же, на крутом каменистом склоне, 24 IX 1990, она же; в 1 км выше устья пади Широкой, на крутом каменистом склоне, 25 IX 1990, она же.

17. *Elatine orthosperma* Dueben. В Центральной Сибири обнаружен сравнительно недавно и указывается для дельты р. Селенги, р. Витим ниже пос. Мама и оз. Кунерма в Казачинско-Ленском р-не Иркутской обл. (Волобаев, 1991). Приводим новые местонахождения этого редкого растения.

Бурятия, Северо-Байкальский р-н, долина р. Верхняя Ангара, оз. Сикили, 2 IX 1980, М. Азовский; оз. Гаенда, 12 VIII 1986, он же; оз. Ангоя, 13 VIII 1986, он же; Баргузинский р-н, правобережье р. Баргузин у пос. Баргузин, 8 VIII 1982, он же.

18. *Viola alexandrowiana* (W. Beck.) Juz. Эндемичный среднесибирский вид с дизъюнктивным ареалом. Отмечен в Красноярском крае, в Тункинской долине, в Южном Прибайкалье, в верхнем течении р. Лены, по р. Джида (Иванова, 1979в; Семенова, Иванова, 1988; Зарубин и др., 1989). Приводим новые местонахождения с оз. Байкал и Прибайкалья, где фиалка Александрова приурочена к мелкоземисто-щебнистым осыпям, сырым уступам скал, редкостойным пойменным лесам на галечниках.

Иркутская обл., оз. Байкал, Кругобайкальская железная дорога, 122, 126, 127, 132, 135, 147, 149-й км (приустьевая часть р. Ангасолка), 151 км (сборы авторов 1986 и 1991 гг.).

Иркутская обл., р. Иркут, левобережье: в 4—5 км выше пади Широкой; ручей Бурлик; в 5 км ниже порога «Бык»; в 10 км ниже порога «Илья Муромец»; правобережье: в 2 км выше с. Введенщина и 2 км ниже этого села; с. Баклаши; между селами Смоленщина и Баклаши (сборы М. Ивановой, 1979, 1986 и 1990 гг.).

Иркутская обл., Нижнеудинский р-н, правый берег р. Уда, 30 VIII 1984, М. Иванова; Качугский р-н, правобережье р. Лены, с. Верхоленск, 4 VI 1989, она же; между селами Качуг и Верхоленск, археологический заповедник «Шишкинские писаницы», 9 VI 1989, она же.

Бурятия, Тункинская долина, р. Харагун, правый приток р. Иркут, близ курорта Хонгор-Уул, 12 VII 1986, М. Иванова; с. Кырен, приустьевая часть р. Кыренка, 23 VI 1992, она же.

19. *V. irkutiana* Turcz. Эндемик Прибайкалья, изредка встречается в Тункинской долине и в южных районах Иркутской обл. (Иванова, 1979в). Впервые обнаружен на берегах оз. Байкал.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, между станциями Култук и Старая Ангасолка (Темная падь), 151-й км Кругобайкальской железной дороги, степь в нижней части крутого склона, 6 VII 1993, М. Иванова, И. Дмитриев.

20. *Rhododendron redowskianum* Maxim. Ближайшее местонахождение известно с верховьев р. Куркула на Байкальском хребте, здесь проходит северо-западная граница ареала. Наша находка уточняет западную границу распространения этого растения.

Оз. Байкал, западное побережье, Анайские гольцы, у истоков р. Хейрем, каменисто-щебнистый склон, 19 VII 1990, М. Азовский.

21. *Primula corthusoides* L. В Восточной Сибири известен со ст. Байкал (Бардунов, 1970). Нами найден в 55 км западнее.

Иркутская обл., оз. Байкал, 132-й км Кругобайкальской железной дороги, на лугу, 30 VI 1991, М. Азовский, М. Иванова.

22. *P. macrocalyx* Bunge. Отмечен в Центральной Сибири (Иванова, 1979г; Зарубин и др., 1990). Приводим новое местонахождение с западного побережья оз. Байкал.

Иркутская обл., оз. Байкал, западное побережье, окр. пос. Бол. Голоустное, падь Большая Ушканья, на лугу, 14 VI 1991, М. Азовский, В. Моложников.

23. *P. pallasii* Lehm. Встречается преимущественно в высокогорьях от Кавказа и Урала на западе до Восточного Саяна и Хамар-Дабана на востоке (Малышев, Пешкова, 1979). Хамар-дабанская часть ареала лежит между реками Хара-Мурин и Мишиха. Сюда же относится и наша находка.

Иркутская обл., ст. Утулик, левый берег р. Бабха, у русла, 22 V 1988, Ф. Тиминов.

24. *Craniospermum subvillosum* Lehm. Эндемик песчаных отмелей оз. Байкал. Более обычен на Северном Байкале, изредка встречается в его южной части (ст. Култук, Посольск). Просмотрев образцы этого вида в гербарии ЦСБС РАН, приводим пункты, где он ранее не собирался.

О-в Ольхон на оз. Байкал, с. Хужир, Курайский залив, 30 VII 1986, М. Иванова; с. Ялга, песчаная коса между оз. Байкал и оз. Ханхой, 17 IX 1995, М. Азовский.

Оз. Байкал, северо-восточное побережье, бухта Туколарда, 23 VII 1988, М. Иванова. Кроме того, *C. subvillosum* был встречен нами также в бухтах Хакусы, Поющие Пески, близ с. Курбулик.

25. *Echium vulgare* L. В Центральной Сибири указывается для г. Иркутска и южного побережья Байкала (Зарубин и др., 1989; Никифорова, 1997). Указываем новое местонахождение.

Иркутская обл., шоссейная дорога Иркутск—Качуг, 52-й км тракта от г. Иркутска, окр. д. Майск, на поле, 10 VII 1994, М. Азовский.

26. *Mertensia sibirica* (L.) G. Don. Распространен от верховьев р. Енисей до Центральной Якутии. Местонахождения вида редки и изолированны. Наша находка расположена у южной оконечности оз. Байкал. Ближайший пункт сбора — у с. Култук (Попов, 1959).

Иркутская обл., Слюдянский р-н, 149-й км Кругобайкальской железной дороги, левый борт долины р. Ангасолка (Темная падь), у подножья склона, 1 X 1988, М. Иванова; там же, 2 VII 1991, М. Иванова, М. Азовский.

27. *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don. fil. В Центральной Сибири редок. Близ оз. Байкал известна только одна находка — в пос. Малое Голоустное (Водопьянова, 1979а). Нами вид собран у южной оконечности оз. Байкал.

Иркутская обл., ст. Маритуй на Кругобайкальской железной дороге, падь Кирпичная, курумник, 30 VI 1991, М. Иванова, М. Азовский.

28. *Limosella aquatica* L. В пределах Центральной Сибири редок. Для Байкальского региона отмечен на южном побережье оз. Байкал (Водопьянова, 1979б) и в низовьях р.Баргузин (Азовский, 1984). Приводим новые находки для оз. Байкал.

Оз. Байкал, юго-западное побережье, пос. Бол. Голоустное, устье р. Голоустной, 8 VIII 1989, М. Азовский; восточное побережье, оз. Котокель, устье р. Исток, 13 IX 1990, он же.

29. *Echinocystis lobata* (Michaux) Torrey et Gray. Приводим находку с южного побережья оз. Байкал, где вид является сорным. Это первое указание для Бурятии.

Бурятия, г. Каменск, очистные сооружения, у пруда, 15 IX 1990, М. Азовский.

30. *Senecio viscosus* L. В Центральной Сибири появился недавно (Зарубин и др., 1993). Приводим новые местонахождения этого сорного растения. Для Бурятии это первая находка.

Иркутская обл., г. Тайшет, на ж.-д. платформе, 31 VIII 1991, М. Иванова; Шелеховский р-н, п. Бол. Луг, ж.-д. насыпь напротив вокзала, 16 X 1994, С. Казановский.

Бурятия, ст. Танхой, на ж.-д. насыпи, 3 VIII 1994, С. Казановский.

31. *Tragopogon orientalis* L. В Центральной Сибири известен с южной оконечности оз. Байкал (Пешкова, 1979д). Как заносное собран нами на западном побережье озера.

Оз. Байкал, западное побережье, окр. пос. Бол. Голоустное, падь Большая Ушканья, на лугу, 10 VIII 1989, М. Азовский.

Дубликаты гербарных образцов переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежноводных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1218—1220.

Азовский М. Г. К распространению редких видов водных растений в Северном Прибайкалье // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X Всесоюз. сим. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 3.

Азовский М. Г. Новые находки редких видов водных растений в Прибайкалье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1984. Вып. 2. С. 17—19.

Азовский М. Г. Растительность озер Баргузинской долины // Озера Баргузинской долины. Новосибирск, 1986. С. 141—148.

Байков К. С. Семейство *Celastraceae* — Краснопузырниковые // Флора Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae*. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 61.

Бардунов Л. В. Находка *Primula corthusoides* L. на Байкале // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1970. № 10. Вып. 2. С. 133.

Водопьянова Н. С. Семейство *Solanaceae* — Пасленовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979а. Т. 2. С. 759—761.

Водопьянова Н. С. Семейство *Scrophulariaceae* — Норичниковые // Там же. 1979б. Т. 2. С. 761—784.

Волобаев П. А. Новые и редкие для флоры Сибири виды высших водных растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 616—618.

Дулепова Б. И., Владимирова З. Ф. Новые и редкие для Забайкалья виды гидрофитов // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1152—1157.

Зарубин А. М., Иванова М. М., Ляхова И. Г. и др. Флористические находки в Прибайкалье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 93—101.

Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г. Некоторые интересные флористические находки в Центральной Сибири // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1363—1372.

Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г. Флористические находки в Иркутской области // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1778—1780.

Иванова М. М. Новые и редкие виды во флоре Верхнеангарской долины // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 12. С. 1721—1730.

Иванова М. М. Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район) // Бот. журн. 1979а. Т. 64. № 8. С. 1168—1173.

Иванова М. М. Семейство *Crassulaceae* — Толстянковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979б. Т. 1. С. 417—420.

Иванова М. М. Семейство *Violaceae* — Фиалковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск. 1979в. Т. 2. С. 657—665.

Иванова М. М. Семейство *Primulaceae* — Первоцветные, или Примуловые // Там же. 1979г. Т. 2. С. 700—707.

Иванова М. М. Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 447—455.

Иванова М. М. Находки во флоре Прибайкалья и Южного Забайкалья // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1007—1016.

Кашина Л. И. Семейство *Potamogetonaceae* — Рдестовые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae* — *Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 93—105.

Лащинский Н. Н., мл., Троицкая Н. И. Флористические находки в Баргузннском заповеднике // Сибирск. биол. журн. 1992. № 2. С. 72—77.

Малышев Л. И. Находка бересклета священного в Средней Сибири // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 8. С. 1253—1254.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1979. 171 с.

Никифорова О. Н. Род *Echium* L. Синяк // Флора Сибири. *Pyrolaceae* — *Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 114—115.

Пешкова Г. А. Находка *Onoclea sensibilis* L., *Euonymus sacrosancta* Koidz. в Даурии // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 93—94.

Пешкова Г. А. Семейство *Poaceae*, или *Graminae* — Мятликовые, или Злаки // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979а. Т. 1. С. 69—139.

Пешкова Г. А. Семейство *Portulacaceae* — Портулаковые // Там же. 1979б. Т. 1. С. 306—308.

Пешкова Г. А. Семейство *Brassicaceae*, или *Cruciferae*, — Капустные, или Крестоцветные // Там же. 1979в. Т. 1. С. 383—416.

Пешкова Г. А. Семейство *Fabaceae*, или *Leguminosae*, — Бобовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 585—639.

Пешкова Г. А. Семейство *Asteraceae* — Астровые // Там же. 1979д. Т. 2. С. 811—918.

Пешкова Г. А. Род *Hordeum* L. Ячмень // Флора Сибири. *Poaceae* (*Graminae*). Новосибирск, 1990. С. 55—58.

Положий А. В. Род *Rosa* L. Шиповник // Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. С. 124—128.

Попов М. Г. Находки полушника (*Isoëtes*) в Средней Сибири // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 6. С. 650.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 558 с.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1959. Т.2. С. 559—918.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Семенова Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких растений Сибири *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*), *Iris laevigata* (*Iridaceae*), *Viola alexandrowiana, V. dactyloides* (*Violaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 135—146.

Фризен Н. В. Род *Aconitum* L. Борец // Флора Сибири. *Portulacaceae* — *Ranunculaceae*. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 129—140.

Институт геохимии
им. А. П. Виноградова СО РАН
Иркутск

Получено 7 VIII 1997

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/.9 (571.6)

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ С ОСТРОВОВ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ПОЛУОСТРОВА МУРАВЬЕВА-АМУРСКОГО (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS IN VASCULAR PLANTS FROM THE ISLANDS OF PETER THE GREAT BAY AND MURAVYOV-AMURSKY PENINSULA (PRIMORSKY TERRITORY)

Приведены числа хромосом (2n) для видов (а также естественного гибрида) из 50 родов (27 семейств).

Публикуемые данные — результат кариологического изучения флоры данного региона, они относятся к таксонам, включенным в готовящиеся к изданию монографию «Сосудистые растения островов залива Петра Великого в Японском море (Приморский край)» и том Addenda et Corrigenda к сводке по сосудистым растениям российского Дальнего Востока.

Числа хромосом с пометками (*Э. Р.*), (*А. С.*), (*М. С.*) определили Э. Г. Рудыка, А. П. Соколовская, М. Л. Смелик соответственно. Исследованные образцы растений проверила и уточнила Н. С. Пробатова (кроме особо указанных случаев), ею же составлены примечания.

Aceraceae

Acer pseudosieboldianum (Pax) Kom.,**2n = 26** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, лес близ с. Шигино, 1995 г., № 7237, Рудыка.

Alliaceae

Allium macrostemon Bunge (определение В. Ю. Баркалова), **2n = 48** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, берег бухты Рында, 1992 г., № 7041, Пробатова, Рудыка.

Растения с луковичками в соцветиях.

Allium aff. *spirale* Willd. ex Schlecht., **2n = 32** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник: о-в Стенина, склон морской террасы, 1977 г., № 4836, Селедец; о-в Большой Пелис, северная часть, восточное побережье, 1977 г., № 4837, Селедец.

Исследованные растения — с обедненными соцветиями из беловатых цветков, чехлы в основании соцветий крупные, цветоносы дуговидно изгибающиеся, листья по длине почти равны цветоносам или длиннее их, и наконец, цветение — более раннее, чем у *A. spirale*. Возможно, что такие растения представляют особый вид, распространенный на крайнем юге Приморского края (Баркалов, 1987). Однако число хромосом (2n = 32) такое же, как у *A. spirale*, исследованного нами ранее на о-ве Попова (Пробатова, Соколовская, 1986).

Asteraceae

Ambrosia artemisiifolia L., **2n = 36** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, сорное у пристани пос. Старк, 1978 г., № 5309, Пробатова.

Artemisia gmelinii Web., **2n = 54** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, окр. пос. Старк, опушка леса на склоне у дороги на бухту Пограничную, 1980 г., № 5678, Пробатова.

A. littoricola Kitam., **2n = 36** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, скала-кекур «Кентавр» близ о-ва Большой Пелис, 1983 г., № 6365, Селедец.

A. pannosa Krasch., **2n = 36** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, скала-кекур «Кентавр» близ о-ва Большой Пелис, 1983 г., № 6109, Селедец.

Cacalia hastata L., **2n = 60** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, мыс Островок Фальшивый, 1962 г., № 301, Соколовская.

Cirsium schantarense Trautv. et Mey., **2n = 34** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, склон морской террасы, 1977 г., № 5451, Селедец.

Leontodon autumnalis L., **2n = 12** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, обочина дороги в 2 км к западу от пристани Подножье, 1977 г., № 4851, Пробатова.

Ptarmica alpina (L.) DC., **2n = 18** (*М. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, бухта Рында, 1992 г., № 6985, Смелик.

Rudbeckia bicolor Nutt., **2n = 38** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Рейнеке, луг на склоне в центральной части острова, 1977 г., № 4808, Пробатова, Рудыка.

Растения, имеющие более узкие, почти цельнокрайные или едва пильчатые листья, относятся (Цвелев, 1994) не к *R. hirta* L., как мы считали до последнего времени (Пробатова, Рудыка, Соколовская, 1996), а к этому виду также из родства *R. hirta*.

Sonchus oleraceus L. f. *lacerus* (Willd.) Kirp. (определение В. Ю. Баркалова), **2n = 18** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, берег бухты Рында, на супралиторали, 1992 г., № 7009, Пробатова, Рудыка.

Tripolium pannonicum (Jacq.) Dobrocz., **2n = 18** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, сырой луг близ берега моря в 2 км к западу от пристани Подножье, 1977 г., № 4848, Пробатова.

Этот образец ранее (Пробатова и др., 1984) был отнесен к *T. vulgare* Nees, который в настоящее время уже не приводится для российского Дальнего Востока.

Berberidaceae

Berberis amurensis Maxim., **2n = 28** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, лес близ с. Шигино, 1995 г., № 7235, Рудыка.

Boraginaceae

Mertensia simplicissima (Ledeb.) G. Don fil., **2n = 24** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о-в Камень Матвеева Третий, 1983 г., № 6361, Селедец.

Trigonotis radicans (Turcz.) Stev., **2n = ca. 44** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, 19-й км, 1962 г., № 122, Соколовская.

Здесь вероятное число хромосом скорее всего 2п = 48.

Campanulaceae

Asyneuma japonicum (Miq.) Briq., **2n = 56** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского, окраина г. Владивостока, остатки лесной растительности у микрорайона Вторая Речка, 1994 г., № 7134, Пробатова.

Caryophyllaceae

Eremogone juncea (Bieb.) Fenzl, **2n = 22** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Рикорда, 1994 г., № 7165, Недолужко.

Celastraceae

Celastrus flagellaris Rupr., **2n = 46** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, на вершине холма в южной части острова, 1962 г., № 360, Гурзенков.

Chenopodiaceae

Atriplex patens (Litv.) Iljin, **2n = 18** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского, г. Владивосток, на пустыре у леса в районе Академгородка, 1995 г., № 7247, Пробатова.

A. patens (Litv.) Iljin × *A. patula* L. (определение М. С. Игнатова), **2n = 36** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского, г. Владивосток, на пустыре по ул. Кирова, 1985 г., № 6627, Игнатов.

Chenopodium ficifolium Smith, **2n = 18** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского, окраина г. Владивостока, на пути от ж.-д. платформы Чайка в направлении к станции Вторая Речка, 1991 г., № 6963, Нечаева.

Suaeda heteroptera Kitag. (определение Игнатова), **2n = 18** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка у г. Владивостока, 1979 г., № 5699, Пробатова.

Crassulaceae

Sedum litorale Kom. (определение Т. А. Безделевой), **2n = 64** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, морская терраса близ с. Шигино, 1995 г., № 7236, Рудыка.

Cyperaceae

Carex siderosticta Hance, **2n = 24** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского в районе ст. Океанской у г. Владивостока, кедрово-чернопихтовый лес на территории Ботанического сада ДВО РАН, 1996 г., № 7256, Пробатова, Рудыка.

Haloragaceae

Myriophyllum verticillatum L. (определение Н. Н. Цвелева), **2n = 28** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Путятина, в воде оз. Гусиное, 1982 г., № 6140, Пробатова, Рудыка.

Hippuridaceae

Hippuris vulgaris L., **2n = 32** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Путятина, заболоченный берег оз. Гусиное, 1982 г., № 6146, Пробатова, Рудыка.

Iridaceae

Sisyrinchium septentrionale Bicknell, **2n = 64** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, сырой луг у дороги на бухту Рында, 1992 г., № 7008, Пробатова, Рудыка.

Lamiaceae

Agastache rugosa (Fisch. et C. A. Mey.) O. Kuntze, **2n = 18** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского, каменистый облесенный склон в районе ж.-д. платформы Чайка у г. Владивостока, 1992 г., № 7048, Пробатова, Смелик.

Scutellaria strigillosa Hemsl., **2n = 16** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, морской берег близ с. Шигино, 1996 г., № 7262, Рудыка.

Menyanthaceae

Menyanthes trifoliata L., **2n = 54** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Путятина, на сплавине у оз. Корейское (Бразениевое), 1982 г., № 6136, Пробатова, Рудыка.

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova, **2n = 10** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова: окр. пос. Старк, 1978 г., № 4976, Селедец; у свалки на окраине пос. Старк, 1979 г., № 5523, Пробатова.

Parnassiaceae

Parnassia palustris L., **2n = 18** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Путятина, на сплавине с димерией у оз. Корейское (Бразениевое), 1982 г., № 6134, Пробатова, Рудыка.

Phrymaceae

Phryma asiatica (Hara) O. et I. Degener, **2n = 28** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, лес близ с. Шигино, просека, 1995 г., № 7233, Рудыка; п-ов Муравьева-Амурского, окраина г. Владивостока в районе ж.-д. ст. Океанской, кедрово-черно-пихтовый лес на территории Ботанического сада ДВО РАН, 1996 г., № 7263, Пробатова, Рудыка.

Poaceae

Elymus woroschilowii Probat., **2n = 42**. Зал. Петра Великого: о-в Рикорда, 1995 г., № 7278, Недолужко, Добрынин (*Э. Р.*); Дальневосточный морской заповедник, о-в Камень Матвеева Третий, 1983 г., № 6250, Селедец (*А. С.*).

Glyceria leptolepis Ohwi, **2n = 20** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Путятина, в понижении за поселком рыбокомбината, 1982 г., № 6341, Пробатова, Рудыка.

Hierochloë sp. (*H. glabra* Trin. aggr.), **2n = 28** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о-в Большой Пелис, южная часть, окр. бухты Молчанского, разнотравно-вейниковый сырой луг, 1995 г., № 7199, Чубарь.

Габитуально растения сильно уклоняются к *H. sachalinensis* (Printz) Worosch., достоверные экземпляры которого с юга Приморского края нам неизвестны. Это число хромосом, однако же, не свойственно *H. sachalinensis*, где неизменно 2n = 42 (Пробатова, Соколовская, Рудыка, 1996). Сырые условия обитания нетипичны для обоих видов. Возможно, особый таксон?

Koeleria tokiensis Domin, **2n = 14** (*А. С.*). Зал. Петра Великого: о-в Попова, приморский луг близ мыса Ликандера, 1977 г., № 4805, Пробатова; о-в Русский, берег бухты в окр. пос. Экипажная, 1977 г., № 4829, Пробатова; о-в Путятина, склон сопки на пути к оз. Корейское, 1982 г., № 6147а, Пробатова, Рудыка.

Leymus mollis (Trin.) Pilg., **2n = 28** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о-в Камень Матвеева Третий, 1983 г., № 6227, Селедец.

Poa vorobievii Probat., **2n = 28** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, скала-кекур «Кентавр» близ о-ва Большой Пелис, 1983 г., № 6130, Селедец.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl., **2n = 28** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, у пристани пос. Старк, 1980 г., № 5719, Пробатова.

P. nipponica Ohwi, **2n = 28** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о-в Камень Матвеева Третий, 1983 г., № 6226, Селедец; п-ов Муравьева-Амурского, берег лагуны у ж.-д. ст. Угольная, 1979 г., № 5437, Пробатова; там же, № 5438, Пробатова.

Polygonaceae

Truellum sieboldii (Meissn.) Soják (определение Н. Н. Цвелева), **2n = ca. 30** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского в окр. г. Владивостока, затопленное понижение в долине р. Лянчихе близ ж.-д. платформы Спутник, 1981 г., № 5982, Пробатова, Соколовская.

Primulaceae

Lysimachia davurica Ledeb., **2n = 42** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, вейниково-пушицевый луг у пролива Старка, 1980 г., № 5758, Пробатова.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb., **2n = 40** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского, озеро на приморской равнине в 3 км к северу от ж.-д. ст. Угольная, 1977 г., № 4678, Пробатова.

Primula patens (Turcz.) E. Busch, **2n = 24** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, кустарниковые заросли на п-ове Ликандера, 1978 г., № 4989, Пробатова, **2n = 26** (*А. С.*). П-ов Муравьева-Амурского: окр. ж.-д. ст. Океанская, 1962 г., № 211, Соколовская; берег Уссурийского зал., бухта Шамора, 1962 г., № 140, Соколовская.

Ranunculaceae

Aquilegia oxysepala Trautv. et C. A. Mey. (определение А. Н. Луферова), **2n = 14** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Рейнеке, скалы за поселком, 1978 г., № 5310, Селедец.

Ранее (Пробатова, Соколовская, 1983) это растение было ошибочно отнесено к *A. parviflora* Ledeb.

Caltha silvestris Worosch. (определение А. Н. Луферова), **2n = 32** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова: сырые участки в лесу в окр. пос. Старк, 1978 г., № 4984, Пробатова; там же, по лесному ручью, 1978 г., № 4985, Пробатова; п-ов Муравьева-Амурского, окраина г. Владивостока, в распадке по ручью в природном лесопарке «Вторая Речка», 1978 г., № 4914, Пробатова (последний образец определен автором вида — В. Н. Ворошиловым).

Halerpestes sarmentosa (Adams) Kom. (*H. salsuginosa* auct.), **2n = 16** (*А. С.*). Зал. Петра Великого: о-в Русский, близ берега моря в 2 км к западу от пристани Подножье, 1977 г., № 4822, Пробатова; о-в Попова, в солоноватом водоеме на берегу бухты Алексеева, 1979 г., № 5526, Пробатова.

Ранее (Пробатова, Соколовская, 1981) растения были определены как *Oxygraphis salsuginosa* (независимо от предпочтений в отношении родовой принадлежности растений, нередко причисляемых также к роду *Ranunculus*, этот видовой эпитет относится к другому виду).

Rhamnaceae

Rhamnus davurica Pall., **2n = 24** (*Э. Р.*). П-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, лес в районе ж.-д. платформы Чайка, 1995 г., № 7174, Пробатова.

Rosaceae

Agrimonia viscidula Bunge (*A. japonica* (Miq.) Koidz.), **2n = 56** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, кустарниковые заросли близ берега пролива Старка, 1980 г., № 5764, Пробатова.

Geum aleppicum Jacq. (*G. strictum* Ait.), **2n = 42** (*А. С.*). Зал. Петра Великого. о-в Попова, обочина лесной дороги, 1980 г., № 5763, Пробатова.

Rubiaceae

Galium vaillantii DC., **2n = 22** (*Э. Р.*). Зал. Петра Великого, о-в Русский, берег бухты Рында, 1992 г., № 7145, Пробатова, Рудыка.

Violaceae

Viola xanthopetala Nakai (определение Т. А. Безделевой), **2n = 12** (*А. С.*). Зал. Петра Великого, о-в Попова, опушка леса на склоне у пос. Старк, 1980 г.. № 5673, Пробатова.

Ранее (Пробатова, Соколовская, 1981) эти растения традиционно определялись как *V. orientalis* (Maxim.) Becker.

Документирующие гербарные образцы находятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Род *Allium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 376—393.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом синантропных видов растений с Дальнего Востока России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 98—101.

Пробатова Н. С., Селедец В. П., Соколовская А. П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. 31. С. 89—116.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 92—114.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1655—1662.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1572—1575.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом видов рода *Hierochloë* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 119—121.

Цвелев Н. Н. Дополнение. Новые для территории «Флоры» виды // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 292—295.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 20 VIII 1997

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (479.24) : 58

К 70-ЛЕТИЮ ВАГИДА ДЖАЛАЛ ОГЛЫ ГАДЖИЕВА

V. I. VASILEVICH, S. G. MUSAYEV. VAGHID JALAL OGLY GADJIEV (ON THE OCCASION OF HIS 70TH BIRTHDAY)

14 февраля 1998 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет с начала научной, педагогической и общественной деятельности видного ученого, организатора науки, директора Института ботаники АН Азербайджана, действительного члена Академии наук Азербайджана, доктора биологических наук, профессора Вагида Джалал оглы Гаджиева.

В. Д. Гаджиев родился в г. Шуше Азербайджанской республики. В 1943 г. он поступил на педагогический факультет Азербайджанской сельскохозяйственной академии им. С. Агамали оглы в г. Гяндже, которую окончил в 1947 г., и стал работать в Министерстве сельского хозяйства Азербайджана в качестве геоботаника. Здесь он занимался геоботаническими исследованиями зимних и летних пастбищ Азербайджана.

Будучи аспирантом Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, он проводил исследования флоры и растительного покрова Азербайджана под руководством проф. Е. Г. Боброва.

В 1952 г. Гаджиев успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Засухоустойчивые кормовые бобовые Азербайджана и возможности использования их на зимних пастбищах», а в 1966 г. — докторскую диссертацию на тему «Высокогорная растительность Большого Кавказа (в пределах Азербайджана), ее динамика и хозяйственное значение».

Результаты фундаментальных научных исследований изложены Гаджиевым (с соавторами) в 2-томной монографии «Кормовые растения пастбищ и сенокосов Азербайджана» (1966, 1969). Эта книга является настольной книгой кормоведов, геоботаников, флористов, а также специалистов в области сельского хозяйства. Монографии Гаджиева «Высокогорная растительность Большого Кавказа (в пределах Азербайджана) и ее хозяйственное значение» (1970) и «Динамика и производительность растительных формаций высокогорий Большого Кавказа» (1974) являются ценными научными трудами и играют большую роль в формировании взглядов нового поколения исследователей в области геоботаники.

Вагид Гаджиев является видным исследователем высокогорных лугов, он изучал и продолжает изучать высокогорные луга не только Большого Кавказа, но также Малого Кавказа и Талыша. По результатам своих исследований он опубликовал монографию «Флора и растительность высокогорий Талыша» (1979), в которой отражены полный флористический состав и растительность Талыша.

В 1985 г. в Москве выходит его книга «Закатальский заповедник», а через 3 года совместно с коллективом авторов — «Растительный покров Малого Кавказа».

Вагид Гаджиев является не только видным геоботаником, но также и систематиком. Принимая участие в создании 8-томной «Флоры Азербайджана», он обработал 5 семейств, 25 родов и 84 вида для 4-го тома этого труда.

Гаджиев редактировал более 10 книг, посвященных изучению флоры, растительного покрова и растительных ресурсов. В его исследованиях большое место занимают не только классические методы систематики, флористики и геоботаники, но и современные методы, в частности аэрокосмическое дистанционное изучение растительного покрова. Под руководством Гаджиева и с его участием на самом современном уровне проведены геоботаническое обследование и паспортизация зимних и

летних пастбищ, а также выгонов Азербайджана. В этой работе были широко использованы дистанционный и аэрокосмический методы.

Вагид Гаджиев занимается также изучением и выявлением редких и исчезающих видов и растительных сообществ Азербайджана. Следует отметить значительный труд, вложенный им (с коллективом авторов) в вышедшую в свет в 1989 г. «Красную книгу Азербайджана», для которой из 140 видов В. Гаджиевым обработаны 40 видов. В 1996 г. выходит в свет «Виды и растительные формации, предлагаемые для издания „Красные и Зеленые книги Азербайджана"». В. Гаджиев является одним из авторов этой книги. Он указывает, что во флоре Азербайджана 416 видов относятся к редким и исчезающим, и рекомендует их для сохранения и использования при создании национальных парков и новых заповедников.

Профессор Вагид Гаджиев активно общается с зарубежными учеными. В 1986 г. по приглашению швейцарских ботаников он побывал в Швейцарии, где ознакомился с их исследованиями. Он неоднократно выступал с докладами в различных научно-исследовательских институтах и университетах многих стран.

Вагид Джалал оглы Гаджиев уделяет большое внимание подготовке молодых специалистов — флористов, геоботаников, систематиков и биоценологов. Под его руководством создана большая школа геоботаников, подготовлены 3 доктора и 30 кандидатов наук.

Гаджиев с 1972 г. по настоящее время руководит отделом геоботаники, с 1957 по 1988 г. был заместителем директора по научной работе Института ботаники АН Азербайджана. С 1988 г. он является директором этого института. Под руководством Гаджиева институт стал одним из передовых институтов Академии наук республики.

В. Д. Гаджиев является председателем специализированного ученого совета по защите докторских диссертаций Института ботаники, заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук АН Азербайджана, членом исполнительного комитета премии им. Тидлера в Лос-Анджелесе, одним из руководителей проекта № 3 по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера», членом редакционной коллегии «Известий АН Азербайджана».

В 1970 г. ему было присвоено звание профессора, в 1983 г. он был избран членом-корреспондентом, а в 1989 г. — действительным членом Академии наук Азербайджана.

Вагид Гаджиев руководил отрядами по выявлению промышленных запасов надземной массы тростника и арундо тростниковидного для развития целлюлозно-бумажной промышленности Азербайджана.

В 1975 г. В. Г. Хржановским совместно с А. Т. Искендеровым был выявлен новый вид рода *Rosa* из Азербайджана, который назван в честь В. Д. Гаджиева.

Вагид Гаджиев награжден орденом «Знак почета», медалью «Ветеран труда» и Почетной грамотой Верховного Совета СССР.

Вагид Гаджиев широко распространяет результаты своих исследований в бывшем СССР и за рубежом. Он неоднократно выступал с докладами в Австрии, США, Японии, Турции, Греции, Венгрии, Румынии, Италии, Швейцарии, Бразилии, а также в Ашхабаде, Новосибирске, Донецке, Ставрополе, Пущино, Апатитах, Алма-Ате, Тбилиси, Бишкеке, Санкт-Петербурге, Москве.

Из-под его пера вышло более 200 научных работ, в том числе 10 книг и 7 монографий.

В. Д. Гаджиев обладает глубокой научной интуицией, аналитическим мышлением, феноменальной памятью, изумительной работоспособностью и организаторским талантом.

Ученый встречает свой юбилей в период своего полного расцвета.

© *В. И. Василевич, С. Г. Мусаев*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники
АН Азербайджана
Баку

Получено 20 I 1998

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

О НОВЫХ ПУБЛИКАЦИЯХ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

T. K. YURKOVSKAYA. ON SOME NEW PUBLICATIONS OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE, RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

Три книги, вышедшие в издании Карельского научного центра, заслуживают внимания ботаников.[1] На титуле двух из них стоит 1995 г., но одна — «Флористические исследования в Карелии» — появилась в конце 1996 г., вторая — «Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка» — в начале 1997 г.; в конце 1997 г. опубликована третья книга — «Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии».

Сборник «Флористические исследования в Карелии» посвящен М. Л. Раменской — известному исследователю флоры и растительности Кольско-Карельского региона, крупному ученому, человеку яркого таланта, и открывается статьей о ее жизни и творчестве.

Основные статьи сборника содержат результаты исследования флоры разных групп растений (сосудистых, мхов, лишайников) конкретных территорий на севере, юге и в центре Карелии.

В статье А. В. Кравченко и А. М. Крышеня представлены результаты первого ботанического исследования 7 островов Западного архипелага Ладожского озера, расположенных вблизи о-ва Валаам, но ранее абсолютно закрытых для посещения. В статье приведен список флоры сосудистых растений для каждого острова (всего 334 вида) и содержится краткая характеристика их растительного покрова. Отмечается обедненность флоры архипелага в сравнении с флорой о-ва Валаам и высказывается предположение об апофитном характере многих обычных во флоре о-ва Валаам неморальных видов.

Анализ конкретной флоры восточного побережья оз. Шотозеро, где расположена учебная база Петрозаводского государственного университета, и конспект флоры (287 видов) даны в статье Г. С. Антипиной, О. А. Буцких и И. Т. Кищенко. Отмечены редкие виды, находящиеся на границе ареалов и впервые указанные для внутренней Карелии.

2 статьи посвящены изучению флоры споровых растений охраняемых территорий. Аннотированный список флоры заповедника «Кивач» приводят А. И. Максимов, Л. А. Волкова и И. В. Кукса. Он содержит 193 вида и завершается анализом систематического состава бриофлоры.

М. А. Фадеева и Н. Н. Дубровина дают предварительный список флоры лишайников заповедника «Костомукшский» (132 вида) и заканчивают статью географическим анализом флоры, характеристикой экологических групп видов и описанием лишайников, внесенных в Красную книгу РСФСР (*Lobaria pulmonaria* и *Bryoria fremontii*) и Красную книгу Карелии (*Nephroma bellum* и оба предыдущих вида).

Статья А. В. Кравченко и О. Л. Кузнецова посвящена состоянию и распространению в Карелии 18 видов растений, включенных в Красную книгу России. Для

[1] Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1995. Вып. 2. 144 с.
Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. 166 с.
Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. Вып. 1. 176 с.

каждого вида приводится информация о его распространении по флористическим районам, местообитаниях, лимитирующих факторах, состоянии и принятых или необходимых мерах охраны. Впервые публикуются точечные карты распространения этих видов в Карелии. К сожалению, о масштабе карт можно узнать только из аннотации (реферата), нет и градусной сетки. Хорошо было бы в будущем сопровождать такие карты мелкомасштабной картой-врезкой с общим характером ареала обсуждаемого вида. Также было бы целесообразнее приводить в подписях к рисунку латинские, а не русские названия видов. Авторы предлагают заслуживающую внимания методику определения состояния вида на территории Карелии и методы оценки природоохранной значимости флористического района.

Завершает книгу статья Е. П. Гнатюк о гербарии Петрозаводского государственного университета. Она во многом повторяет сведения об этом гербарии, опубликованные в «Ботаническом журнале» (Гнатюк и др., 1994), но и дополняет их. К сожалению, не упомянуто имя И. М. Дахлгрен, которая охраняла этот гербарий от разорения в самое трудное для ботаники время в Петрозаводске, в 1960-е годы. Тогда была проведена реорганизация системы Академии наук, в результате которой были расформированы ее региональные филиалы. В этот период М. Л. Раменская, крупнейший ботаник Карелии, которой сейчас посвящается рассматриваемый сборник, была уволена из Института леса с мотивировкой о ненадобности ботаников для изучения леса. Именно тогда она передала свой гербарий на кафедру ботаники Петрозаводского государственного университета. Некоторые негативные последствия этой реорганизации остались до сих пор. При крутых реформах часто уничтожается много ценного, в том числе теряются преемственность, научная культура; балласт, который надо бы выбросить, сохраняется, а ценные кадры уходят; безвозвратно исчезают целые очень нужные подразделения, которые потом уже невозможно восстановить.

Книга «Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка» содержит результаты исследований, полученные в процессе подготовки технико-экономического обоснования Паанаярвского национального парка (ПНП). В ней обсуждаются материалы не только ботанических исследований, но также зоологических, почвенных, геологических и археологических. Все же около 50 % статей (8 из 19) относится к разным разделам ботаники, а в 4 статьях, где обсуждаются общие природоохранные проблемы и предлагается природоохранная стратегия, растительность рассматривается как один из критериев функционального зонирования парка, оценки или признаков обсуждаемых объектов и проблем.

Так, Л. Б. Вампилова и И. В. Щеколдина предложили интересные подходы к эстетической оценке растительных ассоциаций, геоботанические критерии в ряду других используются и при разработке концептуальной основы развития туризма (Р. Ф. Антонова, Л. Б. Вампилова, О. И. Военушкина, И. А. Самотолков). При функциональном зонировании парка (статья А. В. Бижон, Ю. Й. Сыстра) учитываются такие критерии, как степень нарушенности/сохранности растительного покрова, реликтовость экосистем, степень устойчивости к воздействию рекреации и т. п.

Статьи ботанического цикла разнообразны по тематике, они не дают полного представления о флоре и растительности парка, так как это результаты лишь предварительного этапа изучения парка. Тем не менее многие из них вносят существенный вклад в познание конкретной или парциальных флор территории, флоры отдельных систематических групп, истории растительности в голоцене. Сведения о современном растительном покрове парка в сборнике скудны; вероятно, это задел для будущих исследователей.

Самая интересная и глубокая статья в этом цикле — об истории оз. Мянтюлампи в голоцене (И. М. Экман, Т. С. Шелехова, Н. Б. Лаврова). Авторы предлагают очень детальную периодизацию голоцена на основе спорово-пыльцевого и диатомового анализов с привлечением некоторых палеокарпологических данных. Применение двух взаимодополняющих анализов позволяет с большей уверенностью реконструи-

ровать флористические комплексы и экологические условия отдельных этапов голоцена. Интересно отметить, что несколько ранее в «Ботаническом журнале» (Елина, 1994) была опубликована статья о послеледниковой истории растительности парка на основе анализа спорово-пыльцевой диаграммы и датировки по ^{14}C донных осадков оз. Паанаярви и анализа субрецентных спектров в окрестностях озера. Периодизация голоцена в целом совпадает, но в рецензируемом сборнике она детальнее, сопоставление же двух диаграмм выявляет и некоторые любопытные локальные различия. В разрезе Паанаярви по всему профилю (почти без выраженных максимумов) много пыльцы сосны, и авторы делают вывод о господстве сосняков во второй половине атлантического периода, тогда как в осадках оз. Мянтюлампи сосна дает несколько максимумов в нижней части спектра, дальше же ее поведение примерно то же. Но авторы делают вывод о начинающемся господстве в AT_2 еловых лесов. Интересно, кто же прав? Как было на самом деле? Или здесь и тогда сказывались локальные различия? В настоящее время оз. Мянтюлампи находится в районе безраздельного господства еловых лесов, а вокруг оз. Паанаярви — около 25 % сосняков.

К статье об истории оз. Мянтюлампи в голоцене примыкает по содержанию интересная работа Т. С. Шелеховой о диатомовой флоре оз. Паанаярви в голоцене и ее современном состоянии. Помимо поэтапной характеристики флоры рассматриваются ее экологические особенности. Отмечается усиление антропогенного воздействия в последние годы.

С. Ф. Комулайнен анализирует альгофлору рек ПНП. Он приводит список систематического состава перифитона 4 рек парка, проводит экологический и географический анализ альгофлоры и рассматривает структуру альгоценозов.

А. И. Максимов приводит список листостебельных мхов ПНП (286 видов). 30 редких видов характеризуются им подробнее. О. Л. Кузнецов дает список редких и охраняемых видов сосудистых растений болот парка (33 вида), которые включены в Красные книги России, Карелии, Мурманской области и Финляндии, а А. И. Кравченко — предварительный список видов сосудистых растений горы Нуорунен и ее окрестностей (269 видов).

К числу ботанических можно отнести и статью В. В. Дьяконова о состоянии сосняков на востоке парка. В ней отмечается влияние медно-никелевых комбинатов Мурманской обл. И наконец, небольшая статья А. М. Шелехова о поясности растительности горы Нуорунен. Автор в названии статьи и характеристике выделенных поясов ставит знак равенства между двумя разными понятиями: зона и пояс. Между тем понятие «зона» должно применяться исключительно к широтному расчленению растительности и физико-географической оболочки земли, а «пояс» — к вертикальному ее делению. Между ними могут быть аналогии, но нет тождества, и причины, их обусловливающие, разные. Главная причина широтной зональности — изменение радиационного баланса по широте и как следствие изменение температуры, в какой-то степени осадков и т. п. Главная причина вертикальной поясности — изменение температуры. Далее, не существует пояса северотаежных лесов — есть лесной или, лучше, горно-таежный. На севере Фенноскандии в нем преобладают северотаежные еловые и сосновые леса и особые типы с господством или согосподством в покрове *Barbilophozia* sp. И для ПНП ельники с *Barbilophozia lycopodioides* описываются О. Л. Кузнецовым (Елина и др., 1994), но Шелехов их не заметил. Пояса лесотундры безусловно нет, есть пояс редколесий, или подгольцовый. И наконец, горнотундровый (гольцовый) пояс назван автором правильно.

Третья книга заявлена как новая серия. В отличие от предыдущего сборника статьи в нем четко скомпонованы в 2 раздела: «Фауна» (6 статей) и «Флора» (6), а внутри разделов, как пишет редактор А. В. Кравченко, порядок статей определяется природоохранной значимостью охраняемых территорий. Первыми помещены материалы о заповедниках, следом — о национальных парках, затем — о заказниках.

Не рассматривая статьи раздела «Фауна», коснусь тех 6 статей, которые объединены в разделе «Флора». Все статьи — это в основном аннотированные списки видов,

иногда дополненные кратким ботанико-географическим анализом или геоботаническими характеристиками растительности. Цикл открывает статья А. В. Кравченко и Б. Н. Кашеварова «Дополнения к флоре заповедника „Костомукшский"». Флора заповедника носит подчеркнуто бореальный характер. Особо отмечаются группы арктоальпийских и бореально-неморальных видов. Авторы осторожны в географическом анализе (что, по-видимому, справедливо, так как флористические исследования еще не закончены) и называют виды с северными связями и с южными связями. Рассматриваются также виды западной и восточной ориентации. Отмечаются особо охраняемые виды, а также новые для Карелии, подчеркивается, что, несмотря на заповедный режим, происходит определенная антропофитизация флоры.

В небольшой статье А. В. Кравченко, И. Б. Кучерова, С. Н. Милевской приводятся дополнения и уточнения к флоре сосудистых растений заповедника «Кивач» — одного из самых старых заповедников России. Следует отметить очень подробные аннотации к каждому виду, хорошее описание местообитаний и местонахождений. Почти для всех видов указывается принадлежность к географическим элементам флоры. Отмечены редкие виды и виды, находящиеся на границе ареала.

Материалы к флоре сосудистых растений планируемого национального парка «Тулос» — тема статьи группы авторов (Кравченко, Гнатюк, Буцких и др.). Списку видов предшествует небольшой физико-географический обзор. Зарегистрировано 299 видов сосудистых растений, проведен краткий анализ флоры (ведущих семейств, биологический — по жизненным формам, географический — по геоэлементам). Главное то, что изучение флоры делается не постфактум, а предшествует созданию парка.

В статье О. Л. Кузнецова «Дополнения к флоре зоологического заказника „Кижский"» приводятся результаты исследования флоры и растительности. Выявлено 353 вида сосудистых растений. Рекомендуется организация строгой охраны некоторых мелких островов с уникальным растительным покровом.

А. В. Кравченко, Н. А. Белоусова, Н. И. Ронконен в статье «Сосудистые растения ботанического заказника „Сортавальский"» приводят список из 329 видов с указанием частоты их встречаемости. Особенность заказника в том, что это дендропарк, заложенный в начале XX в.

Заключает цикл статья А. И. Максимова, Т. А. Максимовой, М. А. Бойчук «К бриофлоре заказника „Койву-Ламбасуо"». В список помимо листостебельных мхов включены печеночные. Дан обзор растительности заказника и региона в целом. Анализируется систематическая структура бриофлоры. Список хорошо аннотирован. Но, по-моему, лучше бы характеризовать местообитания по растительности, чем по никому и ничего не говорящим «фациям». Конкретно представляешь себе, где растет мох, только тогда, когда указывается «в понижениях черноольшаников», а о том, какова растительность «в открытых и облесенных фациях», остается только гадать.

Рассмотренные нами работы свидетельствуют о том, что в КНЦ сформировалась активно работающая на хорошем профессиональном уровне группа исследователей-флористов. Они ведут исследования на современном уровне, консультируются у ведущих специалистов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), Московского государственного университета, Финляндии, хорошо ориентируются в литературе. При этом их интересы не ограничиваются сосудистыми растениями. Наряду с известными именами (А. И. Максимов) появляются новые — бриологи, альгологи, лихенологи; среди них особенно хочется отметить работу гидроботаника С. Ф. Комулайнена.

К сожалению, исследования растительности ограничиваются болотами, а в изучении растительности лесов — просто «провал». Ландшафтные работы и исследования по лесоводству не могут заменить геоботаническое изучение лесов.

В Карелии всегда высокий уровень палеогеографических работ — как в Институте биологии (Г. А. Елина), так и в Институте геологии (примером может служить статья в сборнике о Паанаярвском парке — И. М. Экман и др.).

Следует еще отметить, что полиграфическое оформление сборников, выпускаемых издательским отделом КНЦ, значительно прогрессирует — последний сборник «Флора и фауна...» издан и оформлен очень хорошо.

Хочу обратить внимание на роль Российского фонда фундаментальных исследований и других научных фондов, которые несомненно стимулируют и активизируют научные исследования и их публикацию. Это можно проследить и по ссылкам на гранты в рецензируемых работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гнатюк Е. П., Лантратова А. С., Штанько А. В. Гербарий Петрозаводского государственного университета // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 26—28.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Девятова Э. И. и др. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 13—31.

© *Т. К. Юрковская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 I 1998

УДК 019.941 : 002.01 : 502.75 : 581.5 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 5

Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества/ Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск: «Наука» — Сибирская издательская фирма РАН, 1997. 396 с. Тир. 1050 экз.

A. I. SOLOMESHCH, S. E. ZURAVLIOVA, B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). GREEN BOOK OF SIBERIA. RARE AND PROTECTION PLANT COMMUNITIES. 1997

Барри Коммонер в одном из своих законов сказал: «Все связано со всем». И потому нуждающиеся в защите виды, ареалы которых сокращаются, а популяции теряют численность, также связаны «со всем» — с другими видами, с которыми они сообитают (с растениями, животными, грибами, бактериями). Поэтому самой эффективной формой охраны является сохранение редких видов в составе тех экосистем, в которых они обитают.

По мере осознания этой очевидной истины наряду с «Красными книгами» флоры стали составлять «Красные списки редких растительных сообществ». По-видимому, первыми составили список нуждающихся в охране сообществ своей страны чешские ботаники J. Moravec с соавт. (Roslinna..., 1983, 1995). Вслед за ними такие списки подготовили исследователи Австрии (Grabherr, Polatschek, 1986), Украины (Зеленая книга..., 1987), Германии (Dierssen et al., 1988), Франции (Gehu, 1991), Нидерландов (Westhoff et al., 1993) и Англии (Rodwell, Cooch, 1996). Список растительных сообществ (с указанием статуса их редкости и угрожаемости) для территории бывшего СССР составили группа ботаников России и Англии (Solomeshch et al., 1997). Видимо, с легкой руки украинских ботаников, которые как до, так и после распада СССР остаются на положении лидеров природоохранного направления, такие сводки о редких и нуждающихся в охране типах растительных сообществ стали называть «Зелеными книгами».

Спустя более чем 10 лет после выхода Зеленой книги Украины увидел свет рецензируемый труд «Зеленая книга Сибири». Монография наряду с текстовыми паспортами редких сообществ включает в себя еще множество карт и хорошо выполненные цветные фотографии. В наше время великолепный уровень полиграфи-

ческого исполнения книги вначале вызывает удивление, но оно быстро проходит, когда мы узнаем, что написать эту книгу помог Российский фонд фундаментальных исследований, а опубликовать — институт «Открытое общество» (Фонд Дж. Сороса).

Создать такой труд под силу лишь большому коллективу, и он был создан под эгидой Центрального Сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН, ведущие ботаники которого были и авторами многих статей, и редакторами разделов книги. В их составе В. И. Валуцкий, Н. Б. Ермаков, А. Ю. Королюк, Т. В. Мальцева. В. П. Седельников, Г. С. Таран, М. Ю. Телятников. Общее число авторов превысило 60. Они представляют в первую очередь академические учреждения. Кроме уже упомянутого ЦСБС СО РАН — это Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. Институт леса СО РАН, академические институты биологии Бурятии и Якутии и мн. др. В создании сводки приняли участие ботаники из университетов Томска. Якутска, Иркутска, Красноярска и педагогических институтов Кургана, Читы, Омска и Улан-Удэ.

Благодаря умелой работе редакторов удалось достичь единообразия стиля. Впрочем, авторы признают, что исходный материал неравноценен, и рассматривают свой труд как завершающий этап ранее выполненных исследований и как стартовую площадку для дальнейшего изучения объектов, которые уже включены в «Зеленую книгу Сибири» или пока еще остаются за ее рамками. Несмотря на немалое количество выполненных работ, гигантский регион Сибири, занимающий более 60 % территории России, массивы тайги которого по своему вкладу в регулирование газового состава атмосферы могут конкурировать с тропическими лесами, изучен крайне неравномерно. И конечно же, этот фундаментальный труд позволит перестроить работу сибирских ботаников таким образом, чтобы эта неравномерность снижалась.

Как и Красные книги, Зеленая книга построена как собрание статей-паспортов, в которых охарактеризованы отдельные объекты — нуждающиеся в охране растительные сообщества. Таких сообществ указано пока 196.

Понятие «сообщество» при этом достаточно безразмерно: в числе объектов фигурируют как небольшие участки растительности с достаточно однородным составом, так и более широкие и разнообразные совокупности (например, «Перистоковыльные (*Stipa pennata*) луговые степи», которыми открывается книга; в состав этих степей входят довольно разные по экологии и флористическому составу сообщества равнин и горных каменистых склонов). Однако на данном уровне обобщения это вряд ли можно поставить авторам в вину.

Все паспорта построены по одному плану. Вначале указано место, где описано редкое сообщество. Далее характеризуются его географический и экологический ареалы. Описываются дестабилизирующий фактор (для степей — распашка и выпас; для лесов и тундр — рубки и техногенные нарушения). Следующие части паспорта — мотивы и категории охраны. В качестве главного мотива рассматривается значение сообществ для сохранения разнообразия растительности: в первую очередь охране подлежат остатки исходно-естественных сообществ. В качестве формы охраны предлагается главным образом создание памятников природы или заповедников.

Далее следуют подробная фитоценотическая характеристика: ярусное сложение сообществ, их проективное покрытие, доминанты, наиболее постоянные виды, отмечается наличие в составе сообществ «краснокнижных» видов, эндемиков и реликтов. Приводится синтаксономическая оценка сообществ — их принадлежность к единицам традиционной в России эколого-фитоценотической (доминантной) классификации или, если такие данные имеются, к единицам международной системы эколого-флористической классификации по методу Браун-Бланке. К сожалению, оценка по этим «международным нормам» дана весьма огрубленно и лишь для 27 % сообществ (см. таблицу). В действительности доля изученных в синтаксономическом отношении сообществ Сибири, по-видимому, значительно выше.

Многие сообщества, не получившие синтаксономической интерпретации, могут быть уверенно отнесены к уже известным классам и порядкам, а порой и ассоциациям

Обеспеченность охраной и синтаксономическая изученность сообществ, включенных в «Зеленую книгу Сибири»

Типы сообществ	Число сообществ	Обеспеченность охраной, %			Синтаксономическая изученность, %				
		всего	в том числе		всего	в том числе до уровня			
			в заповедниках	в памятниках природы		класс	порядок	союз	ассоциация
Степи	51	27.5	15.7	11.8	27.0	1.9	3.9	7.8	13.7
Леса	46	32.6	17.4	15.2	34.7	6.2	4.3	2.1	21.7
Тундры	33	18.2	18.2	—	3.0	—	3.0	—	—
Болота	18	16.6	5.5	11.1	5.5	—	—	—	5.5
Луга	10	10.0	10.0	—	20.0	—	—	—	20.0
Пойменные сообщества	20	10.0	5.0	5.0	70.0	—	5.0	5.0	60.0
Высокогорья	13	15.4	15.4	—	23.1	—	—	7.7	15.4
Галофитная растительность	5	—	—	—	20.0	—	—	—	20.0
Итого	196	15.5			26.6				

эколого-флористической классификации. Например, еловый зеленомошный (Picea obovata — Mitella nuda — Hylocomium splendens + Pleurozium schreberi) лес на карбонатных почвах (с. 151), елово-кедровый плауново-зеленомошный (Pinus sibirica + Picea obovata — Diphasiastrum complanatum — Hylocomium splendens) среднетаежный лес, елово-кедровый чернично-зеленомошный (Pinus sibirica + Picea obovata — Vaccinium myrtillus — Hylocomium splendens) среднетаежный лес относятся к порядку Vaccinio-Piceetalia класса Vaccinio-Piceetea. Аянскоеловый разнотравно-бруснично-зеленомошный (Picea ajanensis — Pinus pumila — Diplazium sibiricum + Pyrola incarnata + Vaccinium vitis-idaea — Hylocomium splendens) лес объединяет ассоциации союза Betulo lanatae — Piceon ajanensis Petelin 1990.

Многие болотные и тундровые сообщества «Зеленой книги Сибири», не получившие синтаксономической интерпретации, такие как «Комплекс бугристо-полигонального (на валиках: Ledum decumbens — Vaccinium vitis-idaea — Rubus chamaemorus — Sphagnum lenense + Cladinae; в центральной мочажине: Carex rotundata — Sphagnum balticum — Hepaticae (или Sphagnum compactum + Hepaticae); в трещине-канавке: Eriophorum vaginatum — Sphagnum lenense (Sphagnum majus + S. lindbergii)) болота южной тундры»; «Осоково-пушицевое (Eriophorum polystachion + Carex glareosa + Dupontia fisheri) болотное сообщество» и мн. др., уже сейчас могут быть уверенно отнесены к союзам классов Oxycocco-Sphagnetea и Scheuchzerio-Caricetea.

При синтаксономической интерпретации тундровых сообществ не были учтены работы Н. В. Матвеевой (Matveyeva, 1994) по п-ову Таймыр и Б. Н. Пестрякова с соавт. (Пестряков, Гоголева, 1991; Пестряков и др., 1991) по низовьям р. Яны, Н. А. Секретаревой (1990, 1991) по Чукотке. Это также снизило долю синтаксономически изученных сообществ. Однако само по себе сочетание мирно уживающегося «старого» и «нового» свидетельствует о спокойном и нормальном процессе врастания сибирской ботаники в международную систему классификации.

В целом использование международных стандартов для оценки синтаксономического статуса охраняемых сообществ в настоящее время становится все более обычным для российских ботаников, чему в немалой степени способствует правительственный фонд Великобритании «Дарвинская инициатива». Недавно в г. Уфе силами этого фонда была проведена международная школа-семинар по созданию новой базы данных «TURBOVEG», которая используется для накопления и обработ-

ки данных об охраняемых растительных сообществах в рамках проекта «Охрана биоразнообразия стран Восточной Европы».

Паспорт завершается оценкой современной обеспеченности охраной. В настоящее время охраной обеспечено всего 15.5 % нуждающихся в ней типов растительных сообществ. «Зеленая книга Сибири» показывает, что в деле охраны растительности Сибири ситуация остается весьма тревожной, давление антропогенного пресса возрастает значительно интенсивнее, чем развивается система особо охраняемых территорий. Если государство не будет выделять средства на охрану, трагический процесс разрушения биоразнообразия не будет остановлен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленая книга Украинской ССР. Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Киев, 1987. 216 с.

Пестряков Б. Н., Гоголева П. А. Классификация растительности долины реки Яны. VIII. Тундрово-болотные сообщества. М., 1991. 15 с. Деп. в ВИНИТИ 22.09.92, № 2826-В92.

Пестряков Б. Н., Гоголева П. А., Слепцова Н. П. Классификация растительности долины реки Яны. III. Сообщества классов Salici-Betuleteae nanae Khusainov in Khusainov et al. 1989 и Betulo-Salicetea Looman 1989. М., 1991. 17 с. Деп. в ВИНИТИ 11.12.1992, № 3510-В92.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 388—396.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 728—739.

Dierssen K., Glahn H., Hardtle W. et al. Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. 2. Auflage. Kiel, 1988. 157 S.

Gehu J.-M. Livre rouge des phytocoenoses terrestres du littoral Francais. Bailleul, 1991. 146 S.

Grabherr G., Polatschek A. Lebensraume und Lebensgemeinschaften in Vorarlberg. Dornbirn. 1986.

Matveyeva N. V. Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia // Journal of Vegetation Science. 1994. N 5. P. 813—828.

Rodwell J. S., Cooch S. Red Data Book of British plant communities: rationale and methodology. Lancaster, 1996. 120 p.

Roslinna Spolecenstva Česke Republiky a Jejich Ohrozeni. 1st ed. Pruhonice, 1983. 110 S.

Roslinna Spolecenstva Česke Republiky a Jejich Ohrozeni. 2nd ed. Pruhonice, 1995. 206 S.

Solomeshch A. I., Mirkin B. M., Ermakov N. B. et al. Red Data Book of plant communitics in the former USSR. Lancaster, 1997. 69 p.

Westhoff V., Hobohm C., Schaminee J. H. H. Rote Liste der Pflanzengesellschaften des anturraumes Wattenmeer unter Berücksichtigung der ungefahrdeten Vegetationseinheiten // Tuxenia. 1993. N 13. S. 109—140.

© *А. И. Соломещ, С. Е. Журавлева, Б. М. Миркин*

Институт биологии Уфимского
научного центра РАН
Уфа

Получено 16 VII 1997

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 5) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 5) Стр

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ!

В статьях после аннотации отдельной строкой следует приводить КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА с заголовком **«Ключевые слова»**, если статья на русском языке, или **«Key words»**, если статья написана на английском языке.

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что́ приведено на оси абсцисс и что́ на оси ординат.

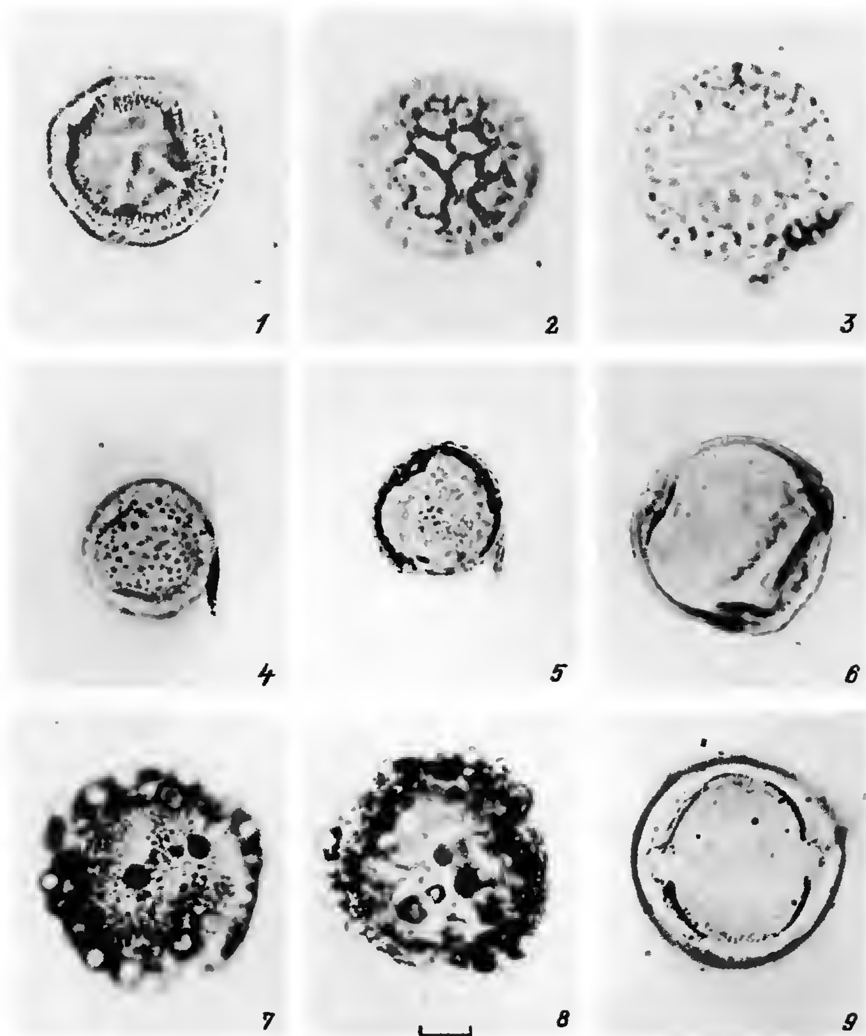


Таблица I. Общий вид пыльцевых зерен видов сем. *Kiggelariaceae* (СМ).

1 — *Hydnocarpus laurifolia*; *2, 3* — *H. anomala*; *4, 5* — *Ryparosa hullettii*; *6* — *Pangium edule*; *7, 8* — *Gynocardia odorata*; *9* — *Kiggelaria africana*. *2—8* — вид с полюса; *1, 9* — вид с экватора. Масштабная линейка — 10 мкм.

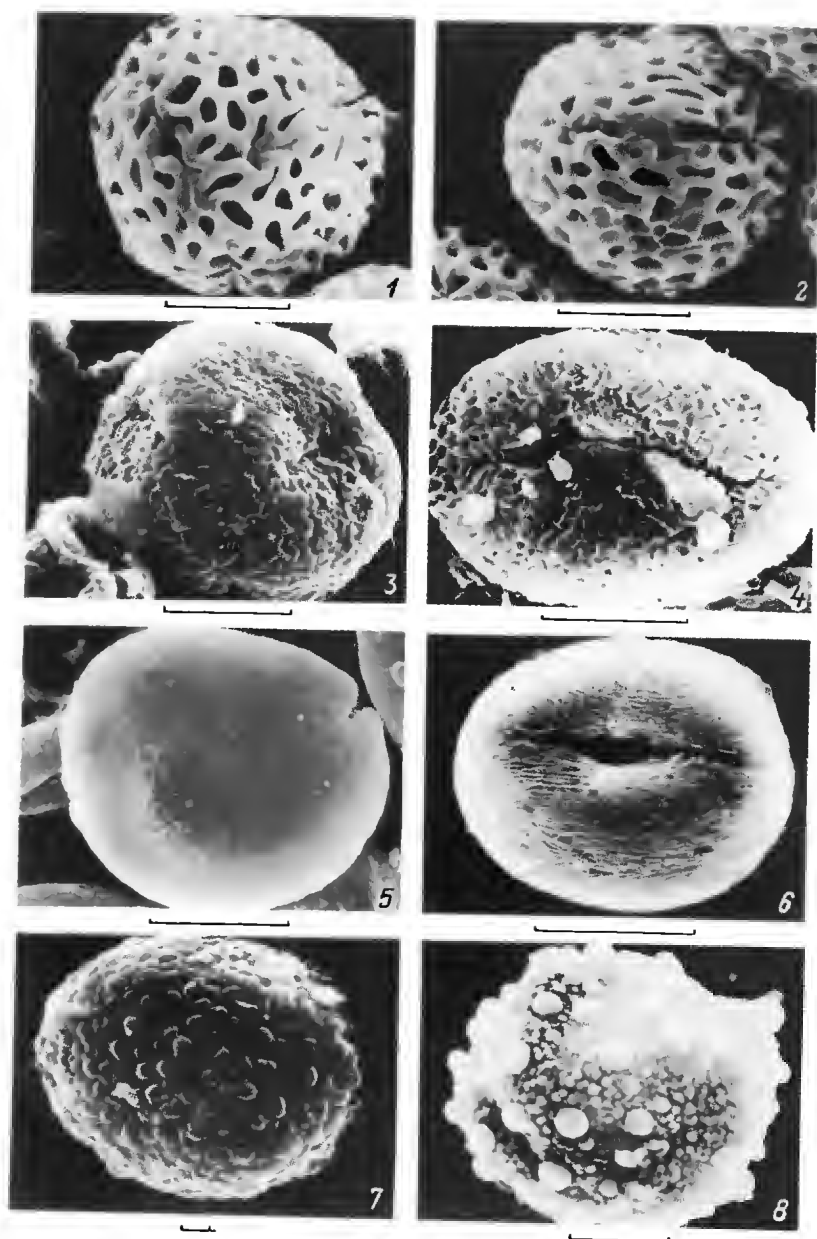


Таблица II. Общий вид пыльцевых зерен видов сем. *Kiggelariaceae* (СЭМ).

1, 2 — *Taraclogenos scotechinii*; *3* — *Hydnocarpus laurifolia*; *4* — *H. curtissii*; *5* — *Pangium edule*; *6* — *Kiggelaria integrifolia*; *7* — *Trichadenia philippinensis*; *8* — *Gynocardia odorata*. *1, 3, 5, 7* — вид с полюса; *2, 4, 6, 8* — вид с экватора. Масштабные линейки: *1—6, 8* — 10 мкм; *7* — 1 мкм.

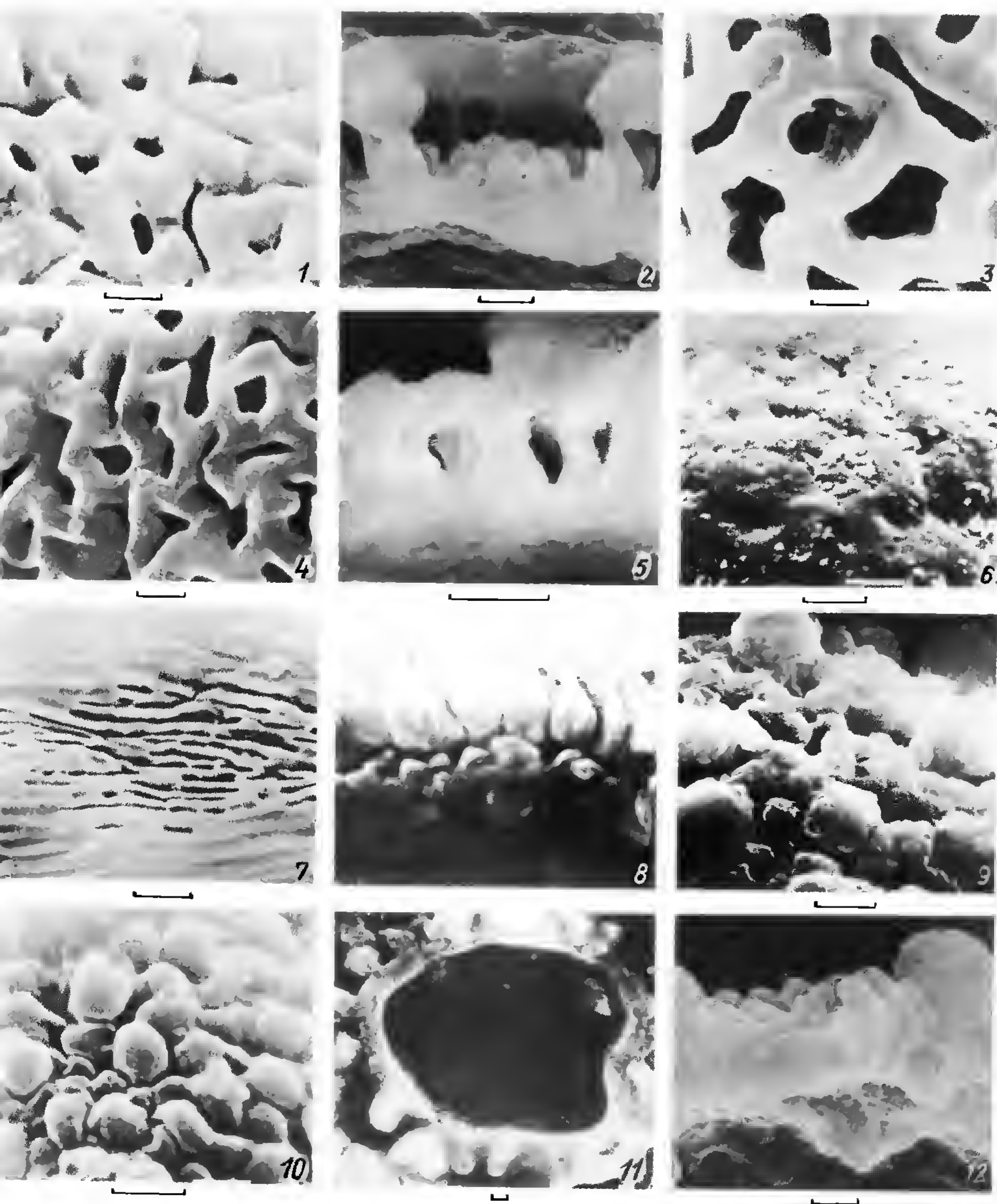


Таблица III. Типы поверхности (*1, 3, 4, 6, 7, 9, 10*) и сколы оболочки (*2, 5, 8, 11, 12*) пыльцевых зерен видов сем. *Kiggelariaceae*.

1 — Hydnocarpus curtissii; 2 — H. anomala; 3 — Taractogenos scotechinii; 4, 5 — Chlorocarpa pentaschista; 6 — Pangium edule; 7, 8 — Kiggelaria africana; 9 — Trichadenia zeilanica; 10, 11 — Ryparosa hullettii; 12 — Gynocardia odorata.
Масштабные линейки: *1—12* — 1 мкм.

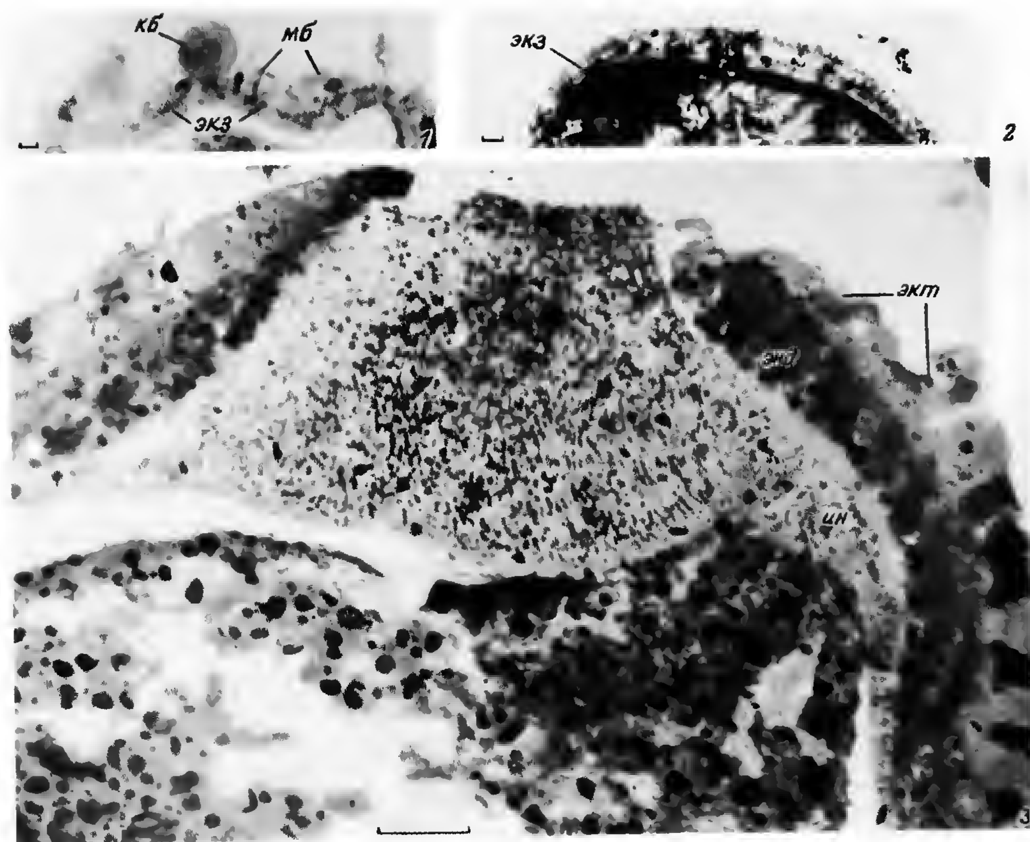
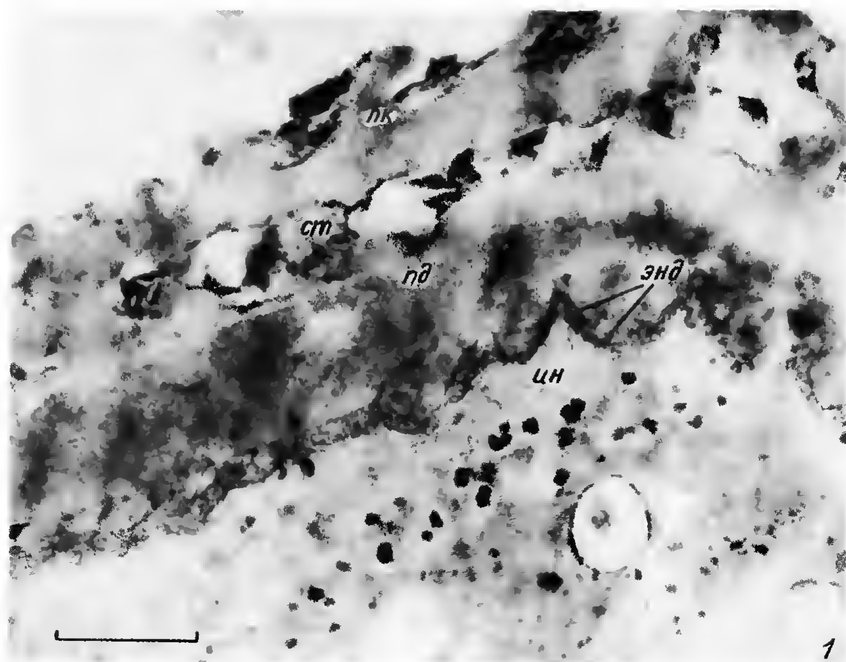


Таблица IV. Срезы оболочек пыльцевых зерен видов *Gynocardia odorata* (*1*, *3*) и *Kiggelaria integrifolia* (*2*).

1 — срез экзины; *2* — общий вид экзины; *3* — срез оболочки ПЗ в области апертуры. *ин* — интина, *кб* — крупные бородавки, *мб* — мелкие бородавки, *экз* — экзина, *экт* — эктэкзина, *энд* — эндэкзина. Масштабная линейка — 10 мкм.



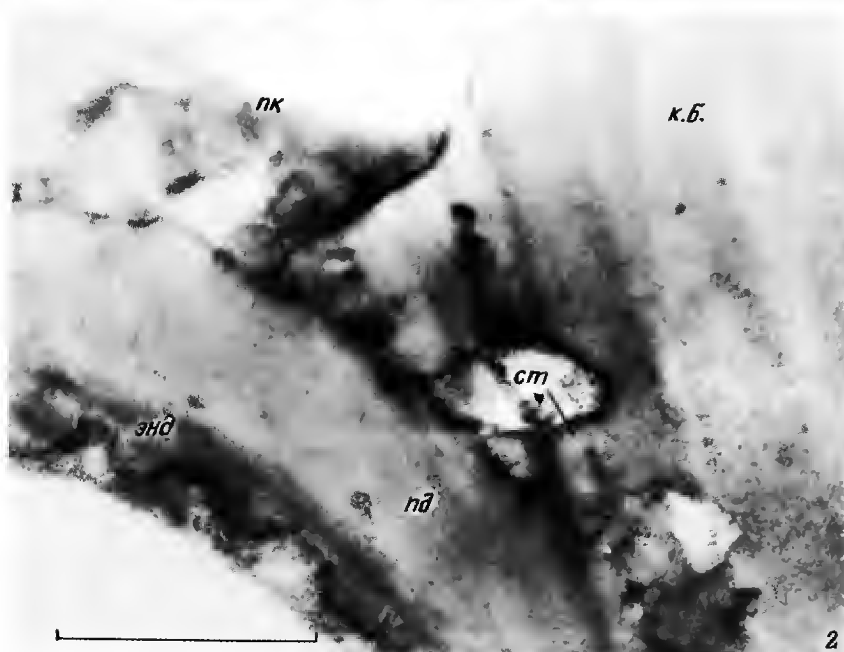


Таблица V. Срезы оболочек пыльцевых зерен видов *Kiggelaria integrifolia* (*1*) и *Gynocardia odorata* (*2*).

1 — на мезокольпиуме, *2* — под крупной бородавкой. *пд* — подстилающий слой, *пк* — покров, *ст* — столбиковый слой. Остальные обозначения те же, что и в табл. IV. Масштабная линейка — 10 мкм.

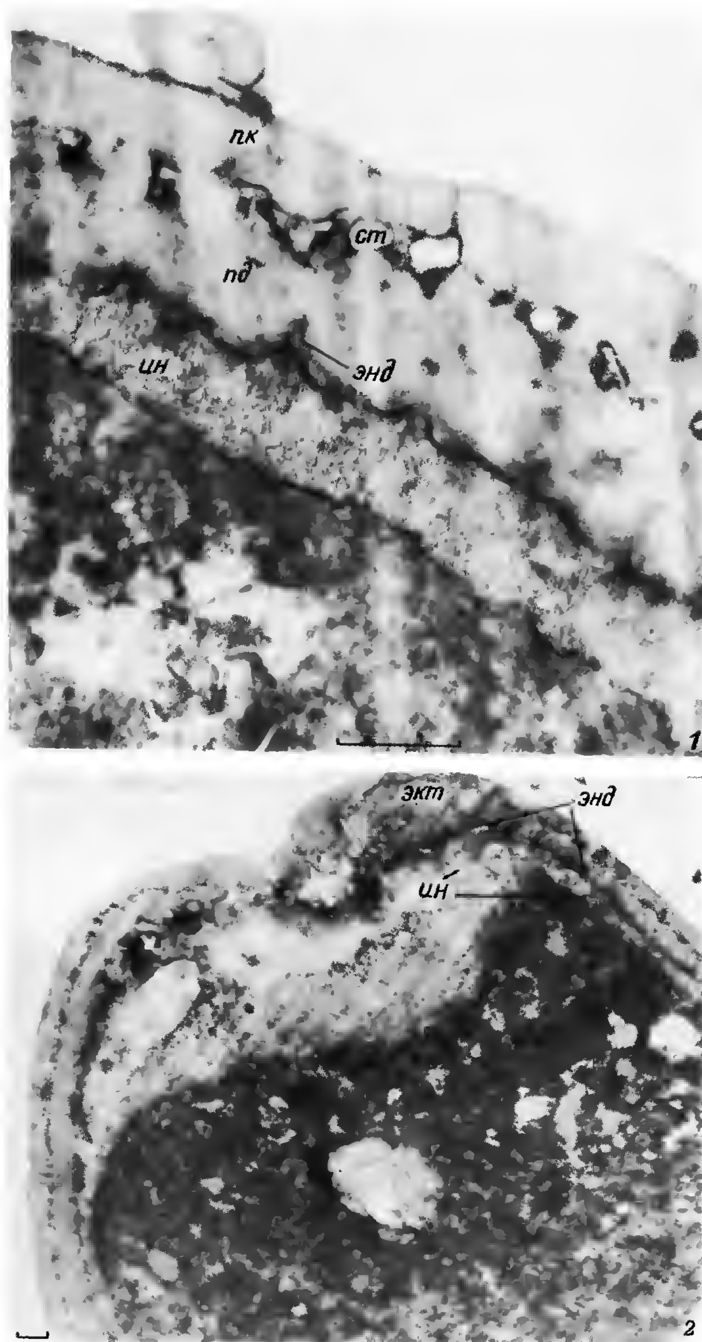
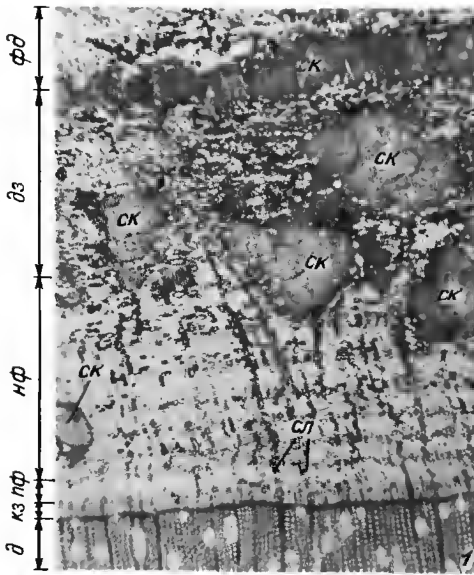
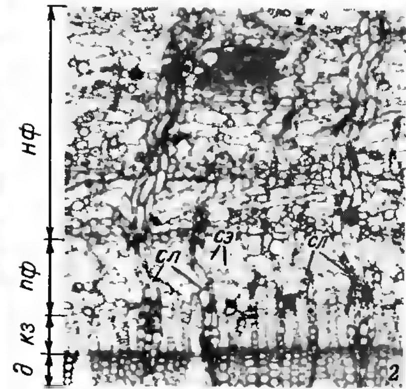


Таблица. VI. Срезы оболочек пыльцевых зерен вида *Pangium edule*.

1 — на мезокольпиуме, *2* — в области апертуры. Обозначения те же, что и в табл. IV, V. Масштабная лине 10 мкм.





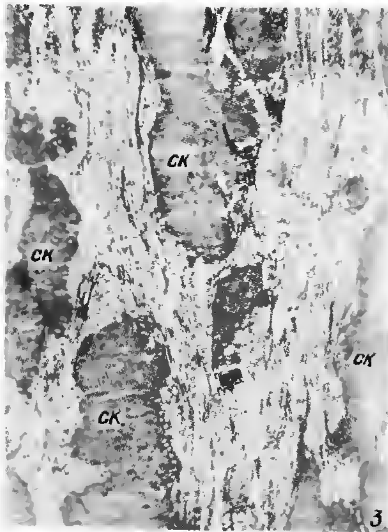




Таблица I. Модели распределения склеренд в коре березы повислой, обладающей прямослойной древесиной (обычная береза) (*1—3*), и в коре карельской березы в зоне формирования узорчатой свилеватой древесины (*4*).

1 — поперечный срез коры (фиксация 14 ноября; × 10 × 3.2); *2* — поперечный срез камбиальной зоны, зоны проводящей флоэмы и некоторой части непроводящей флоэмы (фиксация 14 ноября: × 10 × 10); *3* — тангенциальный срез коры (фиксация 14 ноября; × 10 × 3.2); *4* — поперечный срез коры в зоне килевидного углубления коры в древесину. При взятии образца произошло отделение коры от древесины, поэтому ткани последней на срезе отсутствуют (фиксация 10 августа; × 10 × 10). *д* — древесина, *дз* — дилатационная зона, *кз* — камбиальная зона, *нф* — непроводящая флоэма, *пк* — паренхимная клетка, *пф* — проводящая флоэма, *ск* — склереиды, *сл* — сердцевинный луч, *сэ* — ситовидный элемент, *фд* — феллодерма.

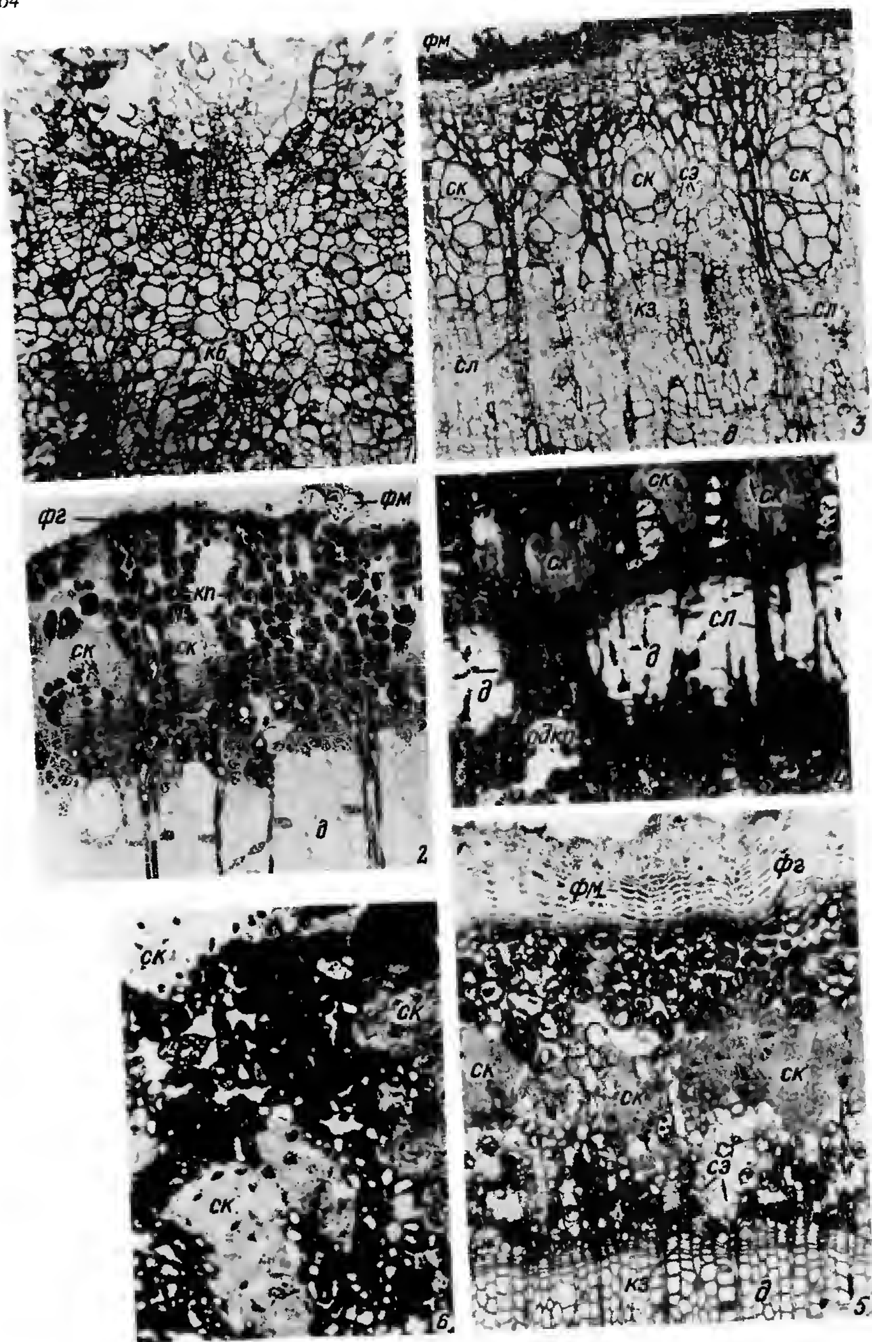


Таблица II. Формирование склереид при регенерации тканей коры березы повислой.

1 — срез раневого каллуса в период заложения феллогена и камбия (заложение опыта 30 июня, фиксация 23 июля; ×10×10); *2* — формирование склереид с внешней стороны раневого камбия (заложение опыта 16 июля, фиксация 14 сентября; ×10×10); *3* — склерификация флоэмных производных раневого камбия (заложение опыта 3 июля, фиксация 31 июля; ×10×10); *4* — «смещение» центров склерификации в сторону широких сердцевинных лучей (заложение опыта 30 июня, фиксация 30 августа; ×10×10); *5* — формирование зоны проводящей флоэмы (заложение опыта 1 июня, фиксация 16 сентября; ×10×10); *6* — тангенциальный срез через среднюю зону регенерировавшей коры (заложение опыта 1 июня, фиксация 16 сентября; ×10×10). *1—5* — поперечные срезы. *кб* — камбий, *кп* — каллусная паренхима, *одкп* — одревесневшая каллусная паренхима, *фг* — феллоген, *фм* — феллема; остальные обозначения те же, что в табл. I.